Fossile Glareolidae aus dem Miozän des Nördlinger Ries (Aves: Charadriiformes)

von

PETER BALLMANN, Köln

Seite

Einleitung

Neues, umfangreiches Fossilmaterial erhebt das Nördlinger Ries in den Rang einer der bedeutendsten Fundstätten miozäner Vögel in Europa. Die Vielfalt der Zusammensetzung dieser Vogelfauna ist bemerkenswert, denn obwohl es sich um eine Landornis handelt, sind wasserliebende Formen, wie Anatidae, Rallidae, Charadriidae, Scolopacidae und Glareolidae reichlich vertreten.

Diese letzte Familie, die der Brachschwalben, ist Gegenstand der vorliegenden Arbeit, der ersten einer Reihe, welche die miozänen Vögel des Ries behandeln soll.

Der Reichtum des Materials, das mit über 130 Stücken nahezu alle Skelettelemente einschließlich des Schädels und Schnabels umfaßt, sowie die ungewöhnlich gute Erhaltungsweise, ermöglichen einen eingehenden Vergleich mit den rezenten Glareolidae, denen bisher nur ein einziger fossiler Knochen zugeschrieben wurde.

Das Zusammentreffen einer Reihe von besonderen Umständen, wie der zweifelsfreie Brutnachweis der fossilen Glareolinae sowie die hohe Spezialisation und die Überschaubarkeit der rezenten Brachschwalben, verleiten im vorliegenden Falle, von der Möglichkeit zu klimatologischen und ökologischen Folgerungen stärker Gebrauch zu machen.

Auf die Irrtumsmöglichkeiten bei der Verwendung von Tieren, insbesondere Säugetieren, als Klimaindikatoren, hat Schwarzbach (1974) zu Recht hingewiesen. Als Beispiele führt er Mammut und Wollhaariges Nashorn an, deren nächste lebende Verwandte in den Tropen beheimatet sind, während sie selbst die pleistozäne Kältesteppe bewohnten. Derartig extreme Anpassungsfähigkeit findet man in der Klasse der Vögel kaum. Die rezenten Vertreter der pleistozänen Kälteformen, wie die Schneehühner der Gattung *Lagopus*, leben auch heute unter ähnlichen Bedingungen wie früher. Mehr noch: ihre Abhängigkeit von den klimatischen Verhältnissen hat gerade zu den bei ihnen vorliegenden Arealdisjunktionen geführt.

Im Falle miozäner Vögel liegen die Schlußfolgerungen natürlich nicht so offensichtlich auf der Hand, sondern müssen anhand sorgfältiger Überlegungen erarbeitet werden. Dennoch liefern gerade die Vögel wichtige Beiträge zur Kenntnis von Klima und Ökologie eines Fundorts, auf die aufmerksam zu machen dem Verfasser ein besonderes Anliegen ist.

Geologischer Rahmen

Der miozäne Riessee

Das Nördlinger Ries liegt etwa 30 km nördlich der Donau, an der Grenze zwischen Bayern und Baden-Württemberg. In der heutigen Zeit ist es ein flacher Kessel von über 20 km Durchmesser, der zwischen 100 und 150 m tief in die aus jurassischen Schichten aufgebaute Hochfläche der Alb eingesenkt ist. Im oberen Miozän war das Ries ein Kratersee.
Seine Entstehung verdankt das Ries einem Meteoriteneinschlag: hierbei wurden nicht nur die rund 700 m mächtigen Deckschichten aus Sedimentgesteinen durchschlagen, sondern auch das kristalline Grundgebirge bis zu einer Tiefe von 5 - 8 km zertrümmert bzw. aufgelockert. Silikatische Gesteine wurden durch die Energie des Aufpralls zu Glas umgeschmolzen, was es erlaubt, den Zeitpunkt der Katastrophe mittels physikalischer Bestimmungsmethoden auf 14,6 $\pm$ 0,6 mio a festzulegen (Storzer und Gentner, 1970).

Seit weit über hundert Jahren erfreut sich das Ries bereits der Aufmerksamkeit der Geowissenschaften, besonders in den letzten beiden Jahrzehnten aber ist es Mittelpunkt eines umfassenden Untersuchungsprogramms, das geologische Kartierungen, geophysikalische Erhebungen und Forschungsbohrungen einschließt. Eine Bohrung (Nördlingen 1973) wurde bis zu einer Tiefe von 1206 m niedergebracht. Eine anschauliche und allgemein verständliche Darstellung einer Reihe von Erkentnissen findet man in der Schrift „Das Nördlinger Ries, ein Meteoritenkrater" (Gall, Frank und Dreßler, 1976).

Bolten (1977), der sich eingehend mit dem Ries beschäftigt hat, skizziert den Ablauf der Geschichte des Meteoritenkraters wie folgt. In das Innere der etwa 500 m tiefen und zunächst abflußlosen Senke wurden anfänglich Schlamm und grobes Material eingespült. Später bildete sich ein See, in dessen tieferen Zonen sich rhythmisch gebänderte mergelige Tone ablagerten. In der Randfazies dagegen entstanden Karbonate, die heute im nördlichen Teil des Beckens flächig auftreten, im südlichen Teil indessen an bestimmte räumlich getrennte Vorkommen gebunden sind. Die Riesseetone sind durch eine individuenreiche und artenarme Mollusken- und Ostrakodenfauna gekennzeichnet, die den Schluß auf einen beträchtlichen Salzgehalt des Wassers zuläßt. Bolten beziffert ihn mit 3-5 ‰ während der regenreichen Jahreszeit und über 10 ‰ während der Trockenzeiten, aufgrund der Salzverträglichkeiten der vorgefundenen Mollusken. Hier scheint allerdings noch offen zu sein, ob sich in dem abflußlosen Binnensee Chloride oder andere physiologisch wirksame Ionen angereichert haben (Bolten, Gall und Jung, 1976).

Die großen Schwankungen im Ionengehalt werden mit einer geringen Wassertiefe in Zusammenhang gebracht.

Gegen Ende der Ablagerungsbedingungen erfolgte eine stufenweise Aussüßung des Riessees, was durch eine reichere limnische Fauna belegt ist. Dies steht möglicherweise mit seiner Einbeziehung in das örtliche Gewässernetz im Zusammenhang. Schließlich muß der See gegen Ende seines Bestehens langsam verlandet sein, wie durch das Vorkommen von Braunkohlenablagerungen bezeugt ist und durch kohlig-bituminöse Lagen, die im obersten Teil der Forschungsbohrung Nördlingen 1973 gefunden wurden (Gall, Jung und Dehm, 1974).

Wahrscheinlich erst im Pleistozän setzte eine Abtragungsphase ein, die einen Teil der Riessedimente ausräumte und das heutige Landschaftsbild schuf, welches sich dadurch auszeichnet, daß die Karbonatgesteine topographisch über die pelitischen Sedimente hervortreten.

Die Entstehung der Karbonatgesteine, an deren Aufbau Algen maßgeblich beteiligt sind, bringt Bolten (1977) mit Angebot von Süßwasser in Beziehung. So sind die massigen, isolierten Karbonatvorkommen im Südteil des Rieses auf — zum Teil unterseeisch austretende — Quellen zurückzuführen. Die Vorkommen, aus denen fossile Vögel bekannt geworden sind,

wie Goldberg, Steinberg (= Spitzberg), Wallerstein und Hahnenberg, gehören alle zu dieser Gruppe.

Die stratigraphische Einstufung der Riesseekalke in das Sarmat aufgrund von Mollusken durch Wenz (1924), wird von Bolten (1977) bestätigt. Die Bearbeitung der Säugerreste ist zur Zeit noch nicht abgeschlossen, aber es zeichnet sich eine Altersgleichheit mit Sansan ab (Mündl. Mitteilung Heizmann). Dieser Fundort ist die Typuslokalität der stratigraphischen Mammalier-Einheit NM 6 nach Mein (1975).

Zür Dauer der Sedimentation ist zu sagen, daß Bolten unter Gleichsetzung eines Zyklus der oben erwähnten Rhythmite mit einem Jahr einen Zeitraum von rund 2,5 mio Jahren berechnet. Gudden (1974), der mehrere Warven pro Jahr für möglich hält, nimmt eine Dauer von 0,5 - 1 Millionen Jahre an.

Paläogeographische und paläoklimatische Verhältnisse

Die auf Abb. 1 wiedergegebene Verteilung von Land und Meer stellt die paläogeographische Situation des mittleren Miozäns dar. Während Nordeuropa — mit Ausnahme des Nordseebeckens — weitgehend festes Land war, sind die Verhältnisse im Bereich des Mittelmeeres und der jungen Faltengebirge noch wesentlich anders als das heutige Kartenbild sie zeigt. Zwar ragten die jetzigen Hochgebirge von den Pyrenäen über Alpen und Karpathen bis zum Kaukasus bereits aus dem Wasser, aber ihre Randsenken bildeten Becken, die zum Teil noch von Meeresarmen eingenommen wurden, so das aquitanische Becken in SW-Frankreich oder der voralpine Molassetrog im Norden der Alpen.

Dieser letztere stand im S über das Rhônetal mit dem Mittelmeer in Verbindung und öffnete sich nach E in das Wiener Becken. Mit diesem wiederum verbunden reihte sich eine Kette großer Meeresbecken von W nach E: das pannonische, das euxinische und das aralokaspische.

Das Mittelmeer selbst war sowohl im Westen, über zwei Meeresstraßen, als auch im Osten über das heutige Mesopotamien mit dem Weltmeer verbunden.

Zur kartenmäßigen Darstellung ist zu sagen, daß im Gebiet des Mittelmeeres und der jungen Faltengebirge die damaligen Abstände nicht mit den heutigen übereinstimmen können, da die Gebirgsauffaltung mit einer Zusammenschiebung einherging. Dennoch gibt die Abbildung die stärker als heute zergliederte Form des europäischen Kontinents wieder.

Im Sarmat, das dem oberen Miozän angehört[1]), war es gegenüber der dargestellten Verteilung von Land und Meer bereits zu einer stärkeren Annäherung an die heutigen Verhältnisse gekommen. Z.B. war das Molassebecken auf deutschem Gebiet bereits ausgesüßt.

Das Miozän insgesamt war in Mitteleuropa ein Zeitalter mit aktivem Vulkanismus. Im Sarmat waren zwar die Haupteruptionen vielerorts bereits abgeklungen, aber in einer Reihe von Gebieten, wie dem Vogelsberg, der Rhön oder dem Hegau war die vulkanische Förderung noch im Gange.

---

[1]) In letzter Zeit sind Bestrebungen im Gange, durch Verschiebung der Miozän/Pliozän-Grenze das Sarmat dem Mittel-Miozän zuzurechnen (briefl. Mitteilung Fahlbüsch, 1979). Diesem Gebrauch folgen wir hier noch nicht.

Die Temperaturen des oberen Miozäns von Europa waren gegenüber denen des Alttertiärs bereits deutlich abgekühlt, aber im südrussischen Sarmatmeer gediehen noch Korallen (Schwarzbach, 1974). Als Klimatypus des Mittelmiozäns von Mitteleuropa wird allgemein das Cfa-Klima nach Köppen aufgrund der vorgefundenen Pflanzenreste abgeleitet (Schwarzbach, 1968; Gregor, 1975). Dieses feuchttemperierte Klima wird auch für das obermiozäne Öhningen in der Schweizer Molasse angenommen, während Berger und Zabusch (1953) für das Gebiet des Wiener Beckens im Obermiozäns auf trockene, subtropisch warme Bedingungen schließen. Wie weit solche unterschiedliche Ergebnisse auf regionale bzw. standortliche Einflüsse zurückgehen oder auf Altersunterschiede der fossilen Floren zurückzuführen sind, ist noch nicht ganz geklärt.

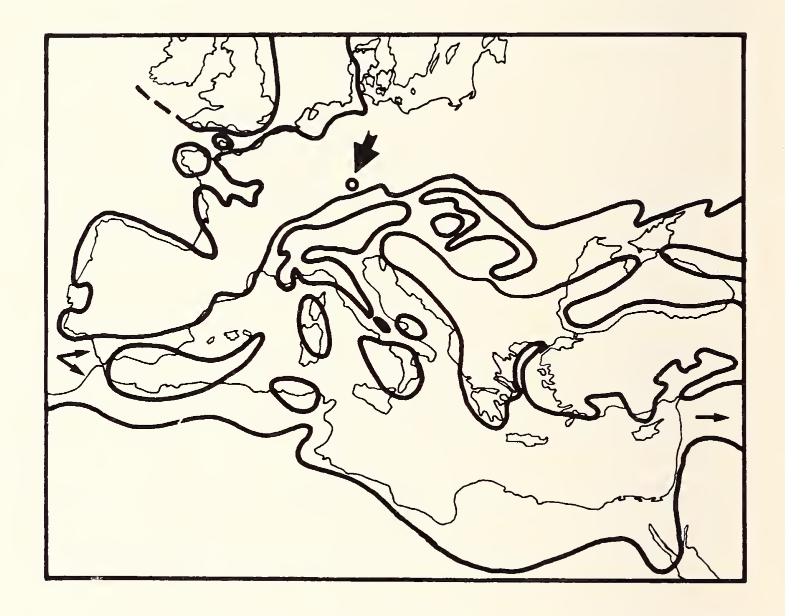


Abb. 1: Verteilung von Land und Meer im mittleren Miozän Europas. Der große Pfeil bezeichnet die Lage des Nördlinger Ries, die kleinen Pfeile deuten die Verbindungen des Mittelmeers mit dem Weltmeer an. Im Wesentlichen nach Brinkmann (1977)

Fossile Vögel aus dem Ries

Seit Fraas (1870) werden die fossilen Vögel aus dem Ries meist mit denen aus dem Steinheimer Becken im gleichen Atemzug erwähnt.

Er beschreibt aus den Kalksteinen, die man damals für Sprudelkalke aus kohlensäurehaltigen Quellen hielt, eine „fußmächtige Vogelknochenbreccie". Diese frühen Funde stammen vor allem von den Vorkommen Spitzberg, Goldberg und Hahnenberg.

Später erwähnt eine ganze Reihe von Autoren fossile Vogelfunde aus dem Ries, die sie teils beschreiben, wie Lydekker (1891), teils wohl auch nur in Anlehnung an Fraas oder Milne-Edwards (1867-1871) mit Namen belegen.

Zu nennen sind hier: v. Ammon (1918), Nathan (1926), Reuter (1927) und Seemann (1941).

Lambrecht (1933), der in seinem Handbuch nicht nur das Wissen seiner Zeit über fossile Vögel zusammenfaßt, sondern auch seine große persönliche Erfahrung — die er anhand des Besuchs sämtlicher in Frage kommender Museen erwarb — mit einfließen läßt, bezeichnet die Vogelreste von Steinheim und dem Ries als die reichsten aus dem Obermiozän. Als Fundstellen gibt er Klein-Sorheim, Hahnenberg, Lierheim, Spitzberg, Wallerstein und Goldberg an. Die vertretenen Arten sind meist große Wasservögel wie Pelecanidae, Phalacrocoracidae, Anatidae und Palaelodidae. Auch eine große Anzahl von Eiern, ja sogar ganze Nester werden erwähnt. Dennoch entsteht irgendwie der Eindruck, die fossilen Vögel aus dem Nördlinger Ries seien mehr ob ihrer Vielfalt gepriesen, als wirklich bearbeitet worden.

Das mir bisher vorliegende Material sind Neufunde, die alle von zwei Vorkommen stammen: Steinberg (= Spitzberg) und Goldberg. Sie umfassen in erster Linie Mittel- und Kleinformen der Familien Anatidae, Rallidae, Charadriidae, Scolopacidae, Glareolidae, aber auch Landvögel, wie Phasianidae, Strigiformes, Psittacidae, Coliidae, Capitonidae sowie eine größere Anzahl von Passeriformes.

Während das Material vom Steinberg aus losen Blöcken gewonnen wurde, sind die Aufschlußverhältnisse am Goldberg bei Bolten (1977), dem die Entdeckung dieses neuen Vorkommen zu verdanken ist, genau beschrieben und illustriert. Er nimmt an, daß der Goldberg zur Zeit des Riessees eine Insel war, die bei Absinken des Wasserspiegels verkarstete. Die fossilreichen Partien sind sekundär karbonatisch verfestigte Spaltenfüllungen im Karst. Für diese Ansicht spricht m.E. auch die große Anzahl von Kleinformen einerseits sowie das Vorkommen von Eulen andererseits. Beides ist von anderen tertiären Spaltenfüllungen, wie Wintershof-West oder La Grive, her bekannt. Auch dort wurde angenommen, daß ein Großteil der Kleinfauna aus Eulengewöllen stammt (Ballmann 1969 a, b).

Material

Das dieser Arbeit zugrunde liegende Fossilmaterial umfaßt 137 Vogelreste aus zwei Fundstellen: Steinberg (=Spitzberg) und Goldberg. Der Steinberg liegt auf Blatt 7129 (Deiningen) der topographischen Karte, der Goldberg auf Bl. 7128 (Nördlingen).

Der genaue Fundort am Goldberg wird von Bolten (1977) als „Kalkige Karsthohlraumfüllung Goldberg 9" bezeichnet. Da von den 137 Stücken nur eines vom

Goldberg und alle übrigen vom Steinberg stammen, wird im Folgenden — außer in dem einzigen Fall — auf Fundstellenangaben verzichtet.

Die Farbe der Reste ist weißlich bis gelblich weiß, häufig mit Eisen- oder Manganoxidhydratflecken, überwiegender Farbton ist Munsell-Wert 2.5 Y 8/4 mit Flecken 10 YR 8/8. Obwohl auch die Langknochen häufig zerbrochen sind, darf die Erhaltung als hervorragend bezeichnet werden.

Die 137 Stücke verteilen sich wie folgt auf die verschiedenen Skelettelemente:

Skelettelement	Stückzahl	Skelettelement	Stückzahl
Cranium	7	Carpometacarpus	5
Maxilla	34	Phalanx proximalis digiti maioris	4
Quadratum	7	Femur	3
Mandibula	25	Tibiotarsus	3
Sternum	2	Tarsometatarsus	25
Coracoid	7		
Humerus	15		

Der überwiegende Teil des Materials wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München (BSM) aufbewahrt, unter den Sammlungsnummern 1970 XVIII (Steinberg) und 1966 XXXIV (Goldberg). 10 Stücke stammen aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel (NHMB) und 4 aus der Privatsammlung von Herrn Dr. E. Heizmann (SH).

Die Präparation des Materials erfolgte durch die Verleiher und zwar durch vorsichtiges Auflösen der karbonatischen Matrix in verdünnter Essigsäure. Teilweise waren die Vogelreste bereits als solche erkannt und von den Resten anderer Tetrapoden abgesondert worden.

Als rezentes Vergleichsmaterial waren mir 7 Skelette von *Glareola pratincola* zugänglich und je zwei von *G. maldivarum* und *G. nuchalis* sowie je eines von *G. lactea* und *Stiltia isabella.* Der Vollständigkeit halber wurden auch Skelette von *Pluvianus aegyptius, Cursorius temminckii* und *Rhinoptilus chalcopterus* untersucht.

Methoden

Im Gegensatz zu den früheren Arbeiten des Verfassers, in denen für die Beschreibung der Merkmale der einzelnen Skelettelemente eine eigene Terminologie verwendet wurde, die hauptsächlich auf Milne-Edwards (1867-1871) fußte, wird hier erstmals eine neue Terminologie gebraucht. Diese wurde im Auftrag des „International Committee on Avian Anatomical Nomenclature" von einer Arbeitsgruppe unter der Leitung von Prof. Dr. J. J. Baumel (USA) erstellt und befindet sich zur Zeit als Kapitel „Osteologia" der Nomina Anatomica Avium im Druck. In dieser Terminologie haben sich gewisse erfreuliche Vereinfachungen durchgesetzt. So werden die Richtungen am Kopf weitgehend denen am Körper angepaßt, z.B. statt occipital oder aboral wird caudal verwendet. Allerdings wird neben cranial am Körper, rostral am Kopf unterschieden.

Entsprechend werden in der vorliegenden Arbeit die Angaben auf den Materiallisten gehalten. Hier werden zuerst die ganzen oder kaum beschädigten Ske-

lettelemente angeführt, bei denen nur gegebenenfalls angegeben wird, ob sie von der linken (sin) oder rechten (dex) Körperseite stammen. Danach kommen die beschädigten Stücke, zusätzlich als proximal (p) oder distal (d) gekennzeichnet. Bei Maxilla und Mandibula wird hier rostral (ro) bzw. caudal (ca) verwendet, beim Coracoid cranial (cr) bzw. caudal.

Bei der Bearbeitung fossilen Vogelmaterials ist es oft schwierig, mit einem verhältnismäßig kleinen Satz von Standardmaßen, die häufig zerbrochen Skelettelemente zu vermessen. Andererseits erscheint es aus verschiedenen Gründen nicht sinnvoll, eine zu große Anzahl spezieller Meßstrecken zu verwenden, etwa an einem Tarsometatarsus 34 verschiedene Maße zu nehmen (Burčak - Abramowic, 1951).

Daher wurde in den früheren Arbeiten des Verfassers (Ballmann, 1969 a, b, 1973) versucht, einen Mittelweg einzuschlagen und zwischen einer und acht Standardmeßstrecken pro Skelettelement zu benützen. Diese sollen es erlauben, die am häufigsten vorkommenden Bruchstücke zu vermessen.

Da die hier behandelten fossilen Formen zu einer einzigen Familie gehören und deshalb mit den gleichen rezenten Arten sowie untereinander verglichen werden, sind alle Maßangaben zu einem gesonderten Abschnitt zusammengefaßt (siehe Tab. 2). Dort werden die bereits eingeführten Meßstrecken, soweit sie benötigt werden, in die neue Terminologie übertragen. Neu hinzukommende Meßstrecken werden definiert und zeichnerisch erläutert (Abb. 19).

Die Zerbrechlichkeit des fossilen Materials erlaubt in der Regel nicht die Verwendung einer Schieblehre beim Abnehmen der Maße. Die Messungen wurden deshalb bei größeren Objekten durch Auflegen auf Millimeterpapier und Ablesen unter senkrechtem Blickwinkel durchgeführt. Kleinere Objekte wurden unter einem Stereo-Mikroskop bei 10-facher Vergrößerung mittels eines Okularmaßstabes vermessen. Die Meßergebnisse werden auf 0,5 mm gerundet angegeben.

Als Holotypus einer neuen Art wurde das Stück gewählt, das die meisten Merkmale bietet, die eine Unterscheidung von anderen Vertretern des gleichen Bauplanes erlauben.

Bei der Zuordnung weiterer Skelettelemente, die nicht im Zusammenhang vorliegen, wurde wie stets nach dem Prinzip der kleinsten Artenzahl vorgegangen. Das heißt, daß Knochen, die den gleichen Bauplan verkörpern und in Form und Größe miteinander kompatibel sind, zur gleichen Art gestellt werden.

Ein Wort noch zu den Beschreibungen. Die Zeichnungen verkürzen den deskriptiven Aufwand ganz wesentlich, so daß auf eigentliche Beschreibung der Stücke verzichtet werden kann und nur eine Hervorhebung der wichtigen Merkmale erfolgt. Dennoch mußte bei der vorliegenden Arbeit, infolge des Reichtums des Materials eine weitere Beschränkung erfolgen, um ein zu großes Übergewicht des beschreibenden Teils zu vermeiden: die allgemein charadriiformen Merkmale der Skelettelemente werden in der Regel nicht angeführt. Hierunter fallen z.B. am Coracoid die deutliche Ursprungsgrube für den m. biceps am Acrocoracoid oder die Form des processus procoracoideus. Ausnahmen, die doch er-

wähnt werden, sind weniger bekannte, aber diagnostisch wichtige Besonderheiten, wie die Rinne für den nervus coracobrachialis cranialis am Humerus.

Überblick über die rezenten und bisher beschriebenen fossilen Glareolidae (Brachschwalben, Rennvögel)

Die rezenten Glareolidae zerfallen in zwei Gruppen, die als Unterfamilien angesehen werden: die Cursoriinae und die Glareolinae. Beide stellen unterschiedliche Spezialisationsrichtungen dar. Erstere umfassen die an das Bodenleben angepaßten, mit acht Arten in den altweltlichen Trockenzonen vertretenen Rennvögel der Gattungen *Cursorius* und *Rhinoptilus*. Daneben werden üblicherweise zwei monotypische Genera zu den Cursoriinae gerechnet: *Peltohyas* und *Pluvianus*. Die erste Gattung enthält den australischen Ringrennvogel (*Peltohyas australis*), die zweite den afrikanischen Krokodilwächter (*Pluvianus aegyptius*).

Die zweite Unterfamilie sind die eigentlichen Brachschwalben, ebenfalls eine altweltliche Gruppe, die stark an das Erjagen von Insekten in der Luft angepaßt ist.

Iudin (1965), der die Anatomie der Glareolidae eingehend untersucht hat, weist darauf hin, daß die Familie insgesamt einen heterogenen Komplex darstellt, der schwer zu umreißen ist. Dies gilt mit Sicherheit dann, wenn man *Pluvianus aegyptius* mit einbezieht, der eine aberrante Form von ungeklärten Verwandtschaftsbeziehungen darstellt. Das postkraniale Skelett bestätigt die Bedenken Iudins bezüglich der systematischen Stellung dieser Art.[1])

Eine zweite, wenngleich kleinere Schwierigkeit stellt *Peltohyas* dar, der in manchen Merkmalen zwischen den Charadriidae und den Glareolidae stehen soll. Möglicherweise ist er aber überhaupt der ersteren Familie zuzurechnen (Iudin, persönliche Mitteilung).[2])

Einige diagnostische anatomische Merkmale der Glareolidae sind nach Stresemann (1927 - 1934): das Fehlen von Occipital- Fontanellen und Basipterygoidfortsätzen sowie das Vorhandensein großer Nasendrüsen. Iudin (1965) führt an wichtigen Merkmalen am Schädel noch folgende an:

1. Gut ausgebildetes os ectethmoideum, das stark mit dem os lacrimale verwachsen ist

---

1) Strauch (1978, Trans. zool. Soc. London 34: 338) kommt ebenfalls zu der Überzeugung, daß *Pluvianus* kein Angehöriger der Glareolidae ist. - H. E. W.

2) Bock (1964, Emu 63: 383-404) und Strauch (l.c.) stellen *Peltohyas* zu den Charadriidae. - H. E. W.

2. Zunehmende atypisch holorhine Ausbildung der knöchernen äußeren Nasenöffnung.
3. Zunehmend sekundär prokinetischer Oberschnabel bei ausgebildeter fissura craniofacialis.

Nicht einbezogen sind in die so charakterisierte Gruppe *Pluvianus*, der einen primär prokinetischen Oberschnabel besitzt und *Peltohyas*, bei welchem Basipterygoidfortsätze vorhanden sind.

Unter ,,zunehmend" wird hier verstanden, daß die Ausprägung des jeweiligen Merkmals von den Cursoriinae zu den Glareolinae hin stärker wird. Die einzelnen osteologischen Besonderheiten werden im Folgenden anhand von Abbildungen des fossilen Materials noch veranschaulicht und sollen deshalb hier nur kurz erläutert werden. Zu Merkmal 2 ist zu sagen, daß bei den Glareolidae die knöcherne äußere Nasenöffnung nach caudal sich nicht schlitzförmig verengt zwischen processus praemaxillaris und processus maxillaris des os nasale zieht, sondern erweitert und sogar etwas gerundet ist (vgl. Abb. 6, Nr. 3).

Diese Form der Nasenöffnung trägt zur Versteifung des gesamten Oberschnabels bei, die zu Merkmal 3, dem Prokinetismus, gehört.

Bei diesem ist der Oberschnabel in sich starr und wird in einem Scharniergelenk an der fissura cranio-facialis gegen den Schädel bewegt. Dieser Zustand ist bei den Brachschwalben besser verwirklicht als bei den Rennvögeln, bei denen der Oberschnabel in sich noch stärker beweglich ist.

Auf der anderen Seite hat die Anpassung an das Bodenleben bei den Rennvögeln zu einer Verlängerung und Verstärkung des Laufes geführt sowie zum Verlust der ersten Zehe.

Fossile Glareolidae sind bisher nicht bekannt (Brodkorb 1967), mit einer einzigen Ausnahme: neuerdings stellen Olson und Steadman (1978) die fossile Art *Paractiornis perpusillus* aus dem Unteren Miozän von Nebraska in diese Familie.

Die rezenten Glareolinae (Brachschwalben)

Systematik und Maße

Die Brachschwalben sind eine altweltliche Gruppe, die in Australien mit einer monotypischen Gattung (*Stiltia*) vertreten ist. Innerhalb der sieben übrigen Arten der Glareolinae wurden früher die kleinwüchsigen tropischen Formen *G. nuchalis, cinerea, lactea* und *ocularis* aufgrund äußerer Merkmale als Gattung *Galachrysia* Bonaparte abgetrennt. Sie werden neuerdings meist der Gattung *Glareola* zugerechnet, der außerdem noch die Arten *G. pratincola, G. maldivarum* und *G. nordmanni* angehören.

Ein Diskussionspunkt in der Systematik der Brachschwalben war die Schwarzflügelbrachschwalbe (*Glareola nordmanni*), die von einigen Autoren als Farbvariante von Glareola pratincola betrachtet wurde (siehe Voous, 1962). Ihre Eigenständigkeit als Art ist aber neuerdings auch anhand von zahlreichen Maßen nachgewiesen worden (Glutz, Bauer und Bezzel, 1977).

An Größe werden die Brachschwalben gelegentlich mit einem Star oder einer Drossel verglichen, was sich aber auf die Körperlänge bezieht, da ihre Flügel wesentlich länger sind. Hierzu einige Maßangaben, wobei die Arten innerhalb der Gattung *Glareola* nach abfallender Flügellänge angeordnet sind.

Art	Flügellänge in mm	Tarsuslänge in mm
Stiltia isabella	... 210 ...	... 45 ...
Glareola nordmanni	182 — 210	34 — 41
Glareola pratincola pratincola	180 — 207	30 — 36
Glareola maldivarum	183 — 198	... 32 ...
Glareola ocularis	180 — 205	25 — 28
Glareola pratincola limbata	170 — 203	28 — 32
Glareola pratincola boweni	185 — 196	... 30 ...
Glareola lactea	142 — 160	20 — 21
Glareola nuchalis	139 — 160	18 — 21
Glareola cinerea	137 — 150	22 — 24

Die Angaben stammen hauptsächlich von Sterbetz (1974), wurden aber anhand von Ali und Ripley (1969), Malbrant (1936), Vaurie (1965) und Glutz, Bauer und Bezzel (1977) ergänzt bzw. abgeändert.

Nach den bei Glutz, Bauer und Bezzel angeführten Mittelwerten der Flügellängen ist *G. nordmanni* etwas größer als *G. pratincola*. Die Angaben über *G. maldivarum* schwanken zwar, aber sie scheint etwas kleiner zu sein als die beiden letzten Arten.

Osteologie

Infolge ihrer besonderen Anpassung an das Erjagen von Insekten in der Luft, zeichnet sich die Gattung *Glareola* innerhalb der Glareolidae durch eine Reihe von Besonderheiten aus:
1. Der Schnabel ist im Verhältnis kurz und an der Basis sehr breit.
2. Der Schädel ist sehr leicht gebaut und stark pneumatisiert.
3. Die distalen Elemente des Flügels, an denen die Handschwingen ansetzen, sind besonders kräftig.
4. Der Tarsometatarsus ist im Vergleich zum Flügelskelett klein und zierlich und besitzt eine Gelenkungsfläche für das Metatarsale I.

Das erste Merkmal, der kurze breite Schnabel ist für die Brachschwalben so charakteristisch, daß es allein bereits genügt um sie nicht nur von den übrigen Glareolidae, sondern auch von nahezu allen anderen Charadriiformes zu unterscheiden. Nur in der Familie der Thinocoridae kommt eine ähnlich gedrungene Schnabelform vor.

Die letzten beiden Besonderheiten finden sich auch bei Vertretern der Laridae und sind hier vor allen bei den Seeschwalben (Sterninae) noch stärker ausgeprägt

als bei den Glareolinae. Bei *Sterna hirundo* z.B. erreicht die Phalanx proximalis digiti maioris des Flügels eine Länge, die der des Tarsometatarsus entspricht. Die Ähnlichkeit zwischen Brachschwalben und Seeschwalben beschränkt sich im Skelett allerdings auf derartige Konvergenzen in den Proportionen. Im Detail bereitet es keine Schwierigkeiten beide Gruppen voneinander zu unterscheiden.

Die vierte Besonderheit erlaubt eine sichere Unterscheidung der Gattung *Glareola* nicht nur von den Cursoriinae, sondern auch von den Charadriidae, da bei beiden eine Tendenz zur Reduktion der Hinterzehe besteht. Bei *Stiltia* ist, umgekehrt wie bei *Glareola,* der Tarsometatarsus deutlich länger als der Humerus.

Da die Paläornithologie häufig auf Einzelknochen oder sogar Bruchstücke angewiesen ist, wird obige osteologische Charakterisierung der Glareolinae anhand der Gattung *Glareola,* noch erweitert, wobei die angeführten Merkmalskomplexe in Einzelmerkmale aufgelöst werden. Diese letzteren sind jedes für sich betrachtet nicht unbedingt alle diagnostisch, sondern erlauben meist erst in der Mehrzahl, die Brachschwalben von anderen Gruppen der Charadriiformes zu unterscheiden. Eine Wertung einzelner osteologischer Besonderheiten bezüglich ihrer taxonomischen Bedeutung wird noch bei der Behandlung der einzelnen Skelettelemente der fossilen Formen erfolgen. Ferner werden hier nur die wichtigsten Merkmale berücksichtigt und zwar nur solche, die sich an dem mir vorliegenden Fossilmaterial aufzeigen lassen. Unter Berücksichtigung dieser Einschränkung zeichnet sich die Gattung *Glareola* osteologisch wie folgt aus. Cranium, Mandibula und Quadratum: Rostraler Winkel zwischen den Oberkiefer- bzw. Unterkieferästen groß (bei *Glareola pratincola* nahezu 30°); apertura nasalis ossea caudal leicht gerundet; pila nasalis starr; processus maxillaris des os nasale spangenförmig, biegsam; os ectethmoideum und os lacrimale stark miteinander verwachsen, zwei foramina orbitonasalia ausgebildet; fossa temporalis deutlich; processus retroarticularis kurz, zapfenförmig; condylus prooticus des Quadratum von condylus squamosus getrennt und stark nach ventral versetzt; Coracoid: Foramen supracoracoideum vorhanden; processus acrocoracoideus aufgebläht; Humerus: Schaft s-förmig geschwungen; impressio coracobrachialis cranialis groß und distal gerundet; sulcus n. coracobrachialis vorhanden und zu kurzem Kanal geschlossen; crista pectoralis dorsal ausladend und relativ lang; distal der impressio m. supracoracoidei Caudalseite eingebuchtet; processus supracondylaris dorsalis stark hervorspringend; Phalanx proximalis digiti maioris: groß, mit markanten Fortsätzen und Sehnenrinnen; ‚Fenster' angedeutet, aber nicht durchbrochen; Tibiotarsus: condylus medialis nicht stark nach dorsal hervorspringend, distal wenig angeschnitten; area intercondylaris distal offen; Tarsometatarsus: kurz und leicht gebaut; foramen vasculare distale groß; trochlea 2 wenig nach proximal gezogen; fossa metatarsalis 1 vorhanden; Hypotarsus einfach, ohne Kanal.

Verbreitung und Lebensweise

Der heutige Verbreitungsschwerpunkt der Glareolinae ist die aethiopische Faunenregion einschließlich Madagaskar. Auf sie sind die drei Arten *G. cinerea,*

nuchalis und *ocularis* beschränkt. Außerdem hat noch *G. nordmanni* ihre Winterquartiere in Afrika und *G. pratincola* ist dort mit mehreren Unterarten vertreten. Die Unterart *G. p. pratincola* hat ein großes Verbreitungsgebiet, das Teile von Nordafrika, Südeuropa und Vorderasien umfaßt. Sie überwintert ebenfalls weitgehend in Afrika südlich der Sahara. In der orientalischen Region sind die Arten *G. maldivarum* und *G. lactea* beheimatet, von denen die erstere Art auch in der östlichen Paläarktis vorkommt. Das nördlichste Areal bewohnt die endemisch paläarktische *Glareola nordmanni*, die in den Steppengebieten von der Dobrudscha bis zum Altai beheimatet ist.

Brachschwalben können als besonders geschickte Flieger gelten, deren Flug mit dem der Schwalben, Mauersegler und Seeschwalben verglichen wird. Als Nistplatz bevorzugen sie offenes Gelände, in der Nähe von Süß- oder Salzwasser. Alle Brachschwalbenarten, auch die in gemäßigten Zonen beheimateten, brüten ohne besonderen Nestbau auf dem nackten Boden. Sie sind gesellig und bilden Brutkolonien. Die Arten *G. nuchalis, G. cinerea* und *G. lactea* folgen den großen Flüssen auch in bewaldete Gebiete, wo sie auf Sandbänken und flachen, kahlen Felsen anzutreffen sind.

Die Nahrung der Brachschwalben besteht hauptsächlich aus großen Insekten, die sie weitgehend im Fluge erbeuten. Für die europäischen und nordafrikanischen Brutgebiete werden in erster Linie Coleoptera (Käfer) und Orthoptera (Heuschrecken), daneben aber auch Odonata (Libellen) und Hymenoptera (Bienen, Wespen u.a.) genannt. In den afrikanischen Winterquartieren erbeuten sie auch schwärmende Geschlechtstiere von Ameisen und Termiten.

Klimatische und ökologische Ansprüche der paläarktischen Glareolinae

Klima

Ohne Zweifel sind die Glareolinae wärmeliebende Vögel. Die von Voous (1962) als Nordgrenze ihrer Verbreitung angegebene 20-21 °C Juli-Isotherme ist für *Glareola pratincola* und wahrscheinlich auch für *G. maldivarum* etwas zu niedrig angesetzt, während sie für *G. nordmanni* zutrifft. Klimaangaben über die Monate, welche die Brachschwalben in ihren nördlichsten Brutgebieten zubringen, sind in Tab. 1 zusammengestellt. Die Daten stammen von Sterbetz (1974), Lydolph (1977) und Arakawa (1969). Außerdem sind in Abb. 2 die Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der Glareolinae in Eurasien sowie die 20 °C Juli-Isotherme dargestellt.

Die nördlichsten Brutgebiete von *G. pratincola* liegen im nördlichen Mittelmeerraum, in Ungarn, der südlichen Ukraine, am Westufer des Kaspischen Meeres und in Kasachstan.

Schwieriger ist die Frage, wie weit das Brutgebiet von *G. maldivarum* nach Norden reicht. Diese Art brütet in der östlichen Mongolei und in der südlichen Mand-

Tab. 1: Mittlere Monatstemperaturen (A) und Niederschlagsmengen (B) (April—September) einiger Beobachtungsstationen an der Nordgrenze des Verbreitungsgebietes der Glareolinae (*G. pratincola*, *G. nordmanni*, *G. maldivarum*)

Station	Camargue Frankreich		Hortobagy Ungarn		Astrachan UdSSR		Krasnovodsk UdSSR		Kuibyšev/Wolga UdSSR		Kustanaj UdSSR		Paotou Innere Mongolei	
Höhe über NN	ca. 20 m		ca. 95 m		18 m		10 m		44 m		171 m		1044 m	
Geogr. Koordinaten	43.28 N 4.20 E		47.35 N 21.00 E		46.16 N 48.02 E		40.02 N 52.59 E		53.12 N 50.09 E		53.10 N 63.35 E		40.34 N 109.50 E	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
April	14.0°C	28mm	10.6°C	43mm	9.3°C	10mm	12.6°C	12mm	4.6°C	32mm	1.8°C	18mm	7.2°C	19mm
Mai	17.1	48	16.1	2	17.7	23	19.3	7	14.0	43	12.9	26	15.5	31
Juni	21.1	14	19.3	17	22.5	16	24.1	2	18.7	40	18.4	35	20.9	29
Juli	23.5	6	21.8	42	25.1	23	27.6	2	20.7	50	20.4	46	22.7	82
August	22.9	21	21.0	27	23.3	12	27.5	3	19.0	44	18.1	34	20.7	76
September	20.1	73	16.3	23	17.1	16	22.3	3	12.4	41	11.9	25	14.5	31
Jahresniederschlagsmengen		191		154		190		92		449		268		204

schurei, wobei im südöstlichen Transbaikalien ein etwas fragwürdiger nördlicher Vorposten noch auf dem Gebiet der Sowjetunion zu existieren scheint.

Dieses Vorkommen liegt nach Vaurie (1965) bei etwa 50° nördlicher Breite am Oberlauf des Onon und wird auch in der sowjetischen Literatur, z.B. bei Flint et al. (1968), angegeben. Gladkov et al. (1964) schreiben allerdings, daß das Brutvorkommen am Fluß Argun liegt. Von Voous (1962) wird das Vorkommen als fragwürdig angesehen. Die von ihm angegebene Verbreitungsgrenze — die sich offensichtlich auf *Glareola maldivarum* bezieht — ist in Abb. 2 übernommen worden, wobei allerdings zu bedenken ist, daß sie sicherlich nicht sehr genau ist. Auch der Verlauf der 20°C-Juli-Isotherme ist im Gebiet der Mongolei etwas unsicher.

Zum Klima der mongolischen Brutgebiete von *Glareola maldivarum,* denen die transbaikalischen als nördlichste Ausläufer zuzurechnen sind, ist zu sagen, daß sie zum BS k Klima nach Köppen gerechnet werden und Julitemperaturen über 20°, bei einer Jahresregenmenge von 200 - 300 mm aufweisen. Als Beispiel für ein solches Klima ist Paotou in Tab. 1 angeführt.

Glareola nordmanni erreicht von den drei Arten die kältesten und nördlichsten Brutgebiete. In Westsibirien dringt sie bis nahe zu 55° nördlicher Breite vor. Sie erscheint dort allerdings erst gegen Mitte Mai, wobei die Weibchen bei der Ankunft am Brutplatz oft schon beschalte, fast legereife Eier tragen (Glutz, Bauer und Bezzel, 1977). Dies weist auf einen hohen Anpassungsgrad an das unwirtliche Klima hin, für das als Beispiel in Tab. 1 Kustanaj angeführt ist. In der nördlichen Ukraine, im Gebiet von Kiev, überschreitet *G. nordmanni* die 20°-Juliisotherme in nördlicher Richtung. Dort ist das Frühjahr jedoch wesentlich milder als in Westsibirien. Die durchschnittliche Monatstemperatur des Mai beträgt in Kiev 14,7°C während sie in Omsk bei 11,2°C liegt.

Die mittleren Monatstemperaturen der Sommermonate in den übrigen meteorologischen Beobachtungsstationen, welche die nördlichsten Brutgebiete der Glareolinae darstellen, weisen Ähnlichkeiten auf, obwohl die Stationen durchaus unterschiedlichen klimatischen Regionen angehören. Sie reichen vom sommertrockenen Mittelmeerklima bis in die Steppen der ostasiatischen Monsungegend, die im Sommer ein Niederschlagsmaximum aufweist. Über die Niederschläge läßt sich deshalb viel schwerer erwas allgemein Gültiges aussagen, außer daß eine ausgesprochene Tendenz zur Trockenheit vorhanden ist, wie aus den jeweiligen Jahresniederschlagsmengen hervorgeht.

Über die ungarischen Brutgebiete von *G. pratincola* sind ausführlichere Angaben bei Sterbetz (1974) zu finden, der den trockenen, warmen Sommer als eine der Voraussetzungen für die Existenz von Brutkolonien der Brachschalbe nennt. Die große Wärmeabhängigkeit dieser Art geht schon daraus hervor, daß sie ihre nördlichsten europäischen Brutgebiete in Ungarn und der Südukraine erst gegen Ende April erreicht und diese bereits ab August wieder verläßt, wobei sie die übrige Zeit in ihren afrikanischen Winterquartieren zubringt. Ein verregneter Sommer kann die Brut bereits verhindern, so daß eine bleibende Klimaverschlechterung die Brachschwalbe aus diesen Grenzgebieten ihrer Ausbreitung vertreiben würde.

Ökologie

Im Gebiet der Sowjetunion, wo die Zonalität der Böden besonders deutlich ausgeprägt ist, überschreitet *Glareola pratincola* die Wüsten- und Trockensteppenböden nicht nach Norden, während *G. nordmanni* weit in den Gürtel der Tschernoseme vordringt, ohne allerdings dessen Nordgrenze zu erreichen. Auch in den Tschernosem-Inseln des mittleren Sibiriens fehlen die Glareolinae. Die nördlichsten Vorkommen von *G. maldivarum* dürften im Bereich der mongolischen Trockensteppenböden liegen, die sich bis in das südöstliche Transbaika-

lien, in das Gebiet der Flüsse Onon und Argun erstrecken, wo auch die östlichste Tschernosem-Insel liegt (Dobrovolskij, 1968).

Glutz, Bauer und Bezzel (1977) schildern den Biotop der europäischen Populationen von *Glareola pratincola* als warme, trockene und weiträumige Ebenen mit offenen Xerophytenfluren, kurzem offenen Trockenrasen sowie trocknenden Lehm- oder Salzschlammflächen.

Die nördlichen Populationen sind meist eng an die intrazonalen Solonez- und Solontschakböden gebunden sowie an die Halophytenfluren von Salz- bzw. Sodaseen. Ähnlich sind die Ansprüche von *G. nordmanni*. Die südlichen Populationen von *G. pratincola* sind mehr an Inundationsflächen, Schlamm- und Sandbänke von Flüssen gebunden. Wichtig ist das Vorhandensein einer größeren Freifläche, im Idealfall im Zusammenhang mit einem seichten, vegetationslosen Uferabschnitt, als Ruheplatz für die Vögel einer Nistkolonie.

Im afrikanischen Winterquartier halten sich die Brachschwalben an offene Trockensteppen und Savannen.

Sterbetz (1974) der die Charakterpflanzen der Brutgebiete von *Glareola pratincola* zusammenstellt, nennt neben anderen Pflanzen eine beachtliche Anzahl von Chenopodiaceen, einer Pflanzenfamilie, die sowohl auf den Überschwemmungsflächen einiger mediterraner Brutgebiete vorkommt als auch auf den Trockenböden des ungarischen Areals. Er führt eine Reihe von Arten der Gattungen *Obione, Suaeda, Salsola, Petrosimonia, Salicornia* und *Arthrocnemum* für die mediterranen Gebiete an. In den ungarischen Brutgebieten ist es vor allem die Gattung *Camphorosma*, die stark in den Vordergrund tritt.

Zu ergänzen wäre noch, daß das Brutgebiet zwischen Kaspischem Meer und Altai von Ulbrich (1934) als das an Chenopodiaceen reichste Gebiet der Erde angesehen wird.

Kuročkin (briefl. Mitteilung, Dez. 1978) gibt als charakteristische Pflanzengattungen dieser Brutgebiete von *Glareola pratincola* an: *Artemisia, Salicornia, Zizyphus, Statice* und *Salsola*.

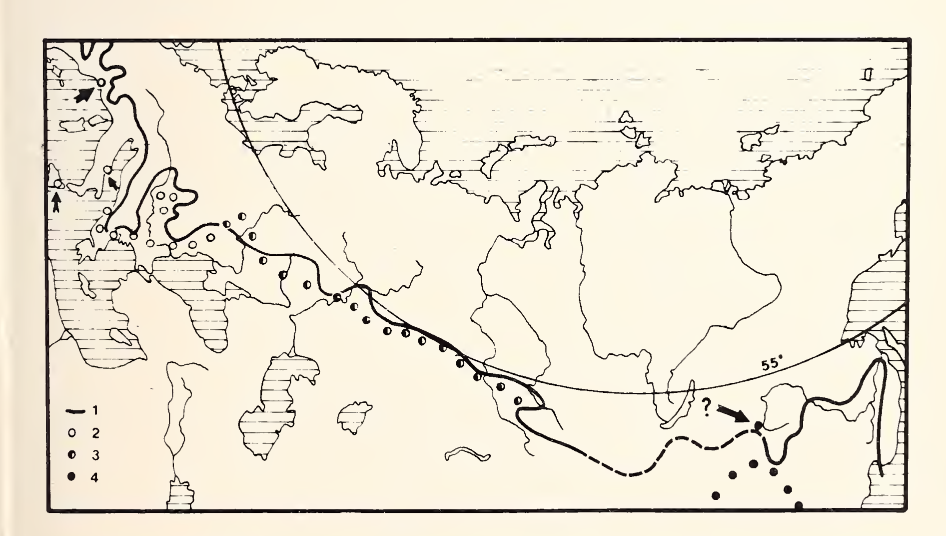


Abb. 2: Nördlichste Brutgebiete der rezenten paläarktischen Glareolinae: *Glareola pratincola* (2), *G. nordmanni* (3) und *G. maldivarum* (4) im Vergleich zur 20°-Juli-Isotherme der tatsächlichen mittleren Monatstemperaturen (1).

Der bevorzugte Bodentyp ist der Solontschak, wobei die Brachschwalben in Senken mit starker Salzanreicherung, die von dem schwarzen Saxaul (*Haloxylon aphyllum*) bewachsen werden, nicht nisten.

Nähere Einzelheiten über die Pflanzengesellschaft des transkaspischen Brutgebietes führt Zaletajev (1976) an, nach dessen Einteilung der asiatischen Wüstengebiete es zu den subtropischen Wüsten irano-turanischen Typs gehört.

Auch hier befinden sich also unter den Charakterpflanzen Chenopodiaceen und zwar *Salicornia* und *Salsola*. Viele Vertreter dieser Familie sind in Trockengebieten beheimatet, nicht wenige bevorzugen salzhaltige Böden.

Die Gattung *Zizyphus* gehört zu den Kreuzdorngewächsen und kommt u.a. im Mittelmeergebiet und östlich davon vor. Ihr kommt, da sie für das Sarmat des Nördlinger Ries nachgewiesen wurde, im Zusammenhang mit den ökologischen Folgerungen ebenfalls Bedeutung zu.

Die fossilen Glareolinae aus dem Nördlinger Ries

Gattung *Mioglareola* nov. gen.

Namengebung — Nach der rezenten Gattung *Glareola* und dem miozänen Alter der Funde.

Vorkommen — Mitteleuropa, Nördlinger Ries

Geologisches Alter — Sarmat. Nach der Säugetierstratigraphie sind die Funde aus dem Ries vorläufig altersmäßig mit Sansan gleichzusetzen, das die 6. neogene Einheit NM 6 von Mein (1975) darstellt.

Diagnose — Ausgestorbene Brachschwalben; Maxilla: rostraler Winkel zwischen den Kieferästen nahezu 40°; pila supranasalis breit, ventrale Verstärkung fehlt; Quadratum: processus orbitalis trägt keine Zacke; Mandibula: symphysis mandibulae kurz; fossa caudalis wenig eingeschnitten; Humerus: crista pectoralis verhältnismäßig kurz; fossa m. brachialis flach; Phalanx proximalis digiti maioris sehr groß; Tarsometatarsus: Hypotarsus weist einen Kanal auf.

Mioglareola gregaria n. sp.

(Taf. 1, Fig. 1-8; Taf. 2, Fig. 3, 4, 7-10)

Holotypus — Cranium ohne Oberschnabel (Taf. 1, Fig. 3-5), BSM 1970 XVIII 851.

Typlokalität — Steinberg im Nördlinger Ries (Süddeutschland)

Namengebung -- *gregaria* von grex (lat.) = Schwarm, wegen ihres zahlreichen Auftretens.

D i a g n o s e — Einzige bisher bekannte Art der Gattung *Mioglareola,* etwas kleiner als *Glareola pratincola.*

Breitenmaße der einzelnen Skelettelemente erreichen oder übertreffen die entsprechenden von *Glareola pratincola,* Längenmaße im Verhältnis dazu kleiner.

M a t e r i a l — 114 Stücke

BSM: Cranium: 1, 6 fr; Maxilla: 1, 27 ro; Quadratum: 3 sin, 2 dex; Mandibula: 7 ro, 9 sin ca, 7 dex ca; Sternum: 2 cr; Coracoid: 1,1 sin cr, 1 sin fr, 1 dex cr, 2 dex ca; Humerus: 1 sin d, 1 sin fr, 1 dex, 1 dex p, 1 dex d juv; Carpometacarpus: 1 dex, 1 dex fr; Phalanx proximalis digiti maioris: 1 sin, 2 dex; Femur: 2 sin, 1 dex; Tibiotarsus: 1 sin d, 1 dex d; Tarsometatarsus: 2 sin, 4 sin d, 2 dex, 4 dex d, 1 fr, 2 juv.

NHMB: Maxilla: 3 ro; Mandibula: 1 ro; Humerus: 1 dex p, 1 dex d; Carpometacarpus: 1 dex; Tibiotarsus; 1 fr; Tarsometatarsus: 1 dex d, 1 fr.

SH: Maxilla: 1 ro; Mandibula: 1 dex ca; Carpometacarpus: 1 dex.

M a ß e — Siehe Tab. 2

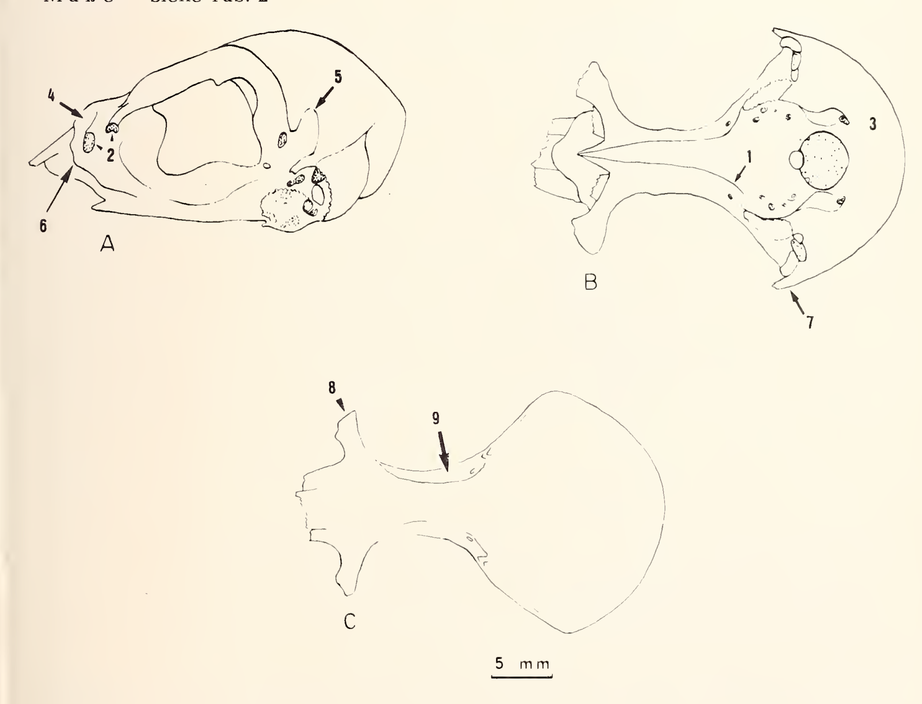


Abb. 3: Holotypus von *Mioglareola gregaria* nov. gen., n. sp., Cranium seitlich (A), ventral (B) und dorsal (C).

Kurzbeschreibung des Holotypus (Abb. 3)

Der Holotypus ist ein Cranium, dem der größte Teil des Oberschnabels fehlt. Dieser ist in der Biegungszone gegen den Schädel an der fissura cranio-facialis abgebrochen.

1. Keine facies articularis basipterygoidea (= Basipterygoidfortsatz) vorhanden
2. Zwei getrennte foramina orbito-nasalia ausgebildet, äußeres foramen sehr groß
3. Keine Occipitalfontanellen vorhanden
4. Ectethmoid mit Lacrimale beim adulten Vogel völlig verwachsen
5. Fossa temporalis stark eingetieft
6. Ventraler Teil der Ectethmoidlamelle schräg rostro-dorsal gestellt
7. Processus zygomaticus breit
8. Lacrimalflügel stark seitlich ausladend
9. Supraorbitalgrube deutlich

Merkmal 1 ist für die Glareolidae charakteristisch, stellt aber innerhalb der Ordnung der Charadriiformes eine Ausnahme dar.

Merkmal 2, 3, 4 und 5 kennzeichnen die Glareolinae, sind diesen aber zum Teil mit den Cursoriinae oder sogar weitläufiger verwandten Gruppen gemeinsam. So fehlen z.B. die Occipitalfontanellen auch bei den Möven (Laridae).

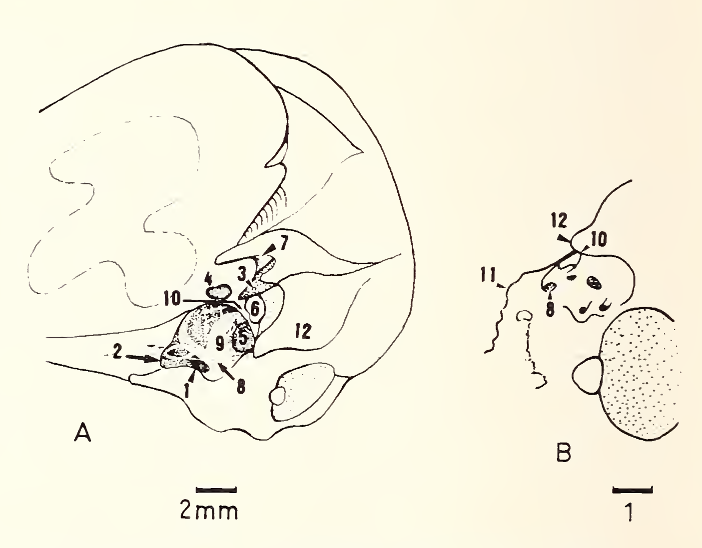


Abb. 4: Ohrregion (A) und fossa parabasalis (B) von *Mioglareola gregaria*.
1. Ostium tubae pharyngotympanicae
2. Foramen pneumaticum rostrale
3. Foramen pneumaticum dorsale
4. Foramen n. maxillo-mandibularis
5. Fenestra vestibuli

6+7. Facies articulares quadraticae, 6 wird vom Prooticum gebildet, 7 vom Squamosum

8. Canalis caroticus
9. Lagena
10. Canalis ophtalmicus externus
11. Ala tympanica
12. Ala parotica

Merkmal 5 hängt sicherlich mit der Lebensweise der Brachschwalben zusammen: die Schläfengruben ist der Ursprungsort des m. adductor mandibulae externus profundus und des m. pseudotemporalis superficialis, die beide den Schnabel schließen; aufgrund seines geringen Hebelarmes spielt besonders letzterer Muskel beim raschen Zuschnappen eine Rolle.

Merkmale 6, 7 und 8 sind charakteristisch für die Gattung *Mioglareola* und stehen mit der breiten, gedrungenen Form des Schädels in Zusammenhang.

Der großen Supraorbitalgrube (9) sowie dem großen äußeren foramen orbito-nasale kommt keine taxonomische Bedeutung zu, sie sind vielmehr Umweltindikatoren und werden noch gesondert behandelt.

Die Ohrregion (Abb. 4 A) zeigt keine wesentlichen Unterschiede von der rezenten Gattung *Glareola*. Die Öffnung des canalis ophtalmicus externus in die fossa parabasalis (Abb. 4 B, Nr. 10) ist in ähnlicher Form wie bei *Mioglareola* unter den verglichenen rezenten Brachschwalben nur bei *Glareola nuchalis* ausgebildet. Bei den übrigen Arten ist die ala parotica stärker mit der ala tympanica verwachsen.

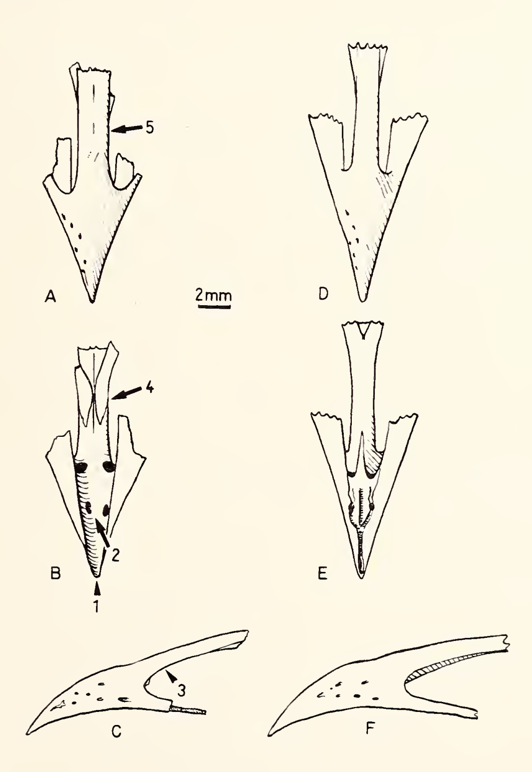


Abb. 5: Oberschnabelspitze von *Mioglareola gregaria*, dorsal (A), ventral (B) und seitlich (C), im Vergleich zu *Glareola pratincola* (D, E und F).

Kurzbeschreibung der zugeordneten Skelettelemente

Der rostrale Teil des Oberschnabels (Abb. 5) weist eine Reihe von Merkmalen auf, die gattungsdiagnostisch sind.

1. Praemaxillaria ventral bis in die Spitze von einer breiten Rinne ausgekehlt
2. Rostrale foramina neurovascularia groß, zur Mediane asymmetrisch angeordnet
3. Knöcherner Schnabelfirst zeigt rostral keine Verstärkung
4. Prämaxillarfortsätze des Nasale reichen auf der Ventralseite des Praemaxillare nicht weit nach rostral; Suturen sichtbar auch beim adulten Vogel
5. Schnabelfirst (pila supranasalis) breit

Merkmale 1 und 2 finden sich von den untersuchten rezenten Glareolinae nur bei *G. nuchalis* in ähnlicher Ausbildung.

Die übrigen Besonderheiten sind charakteristisch für *Mioglareola,* wobei jedoch am rezenten Vergleichsmaterial das rostrale Ende der Prämaxillarfortsätze des Nasale nicht gut auszumachen ist.

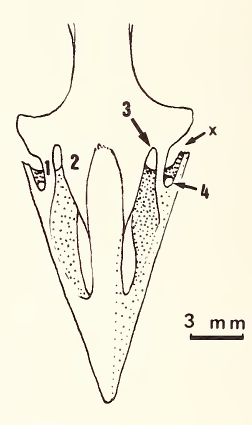


Abb. 6: Oberschnabel von *Mioglareola gregaria* in Dorsalansicht. Teile des Gaumens und Jochbogen fehlen (x)

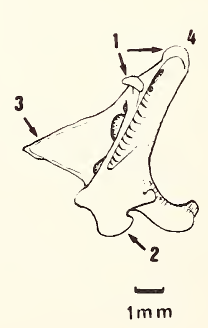


Abb. 7: Rechtes Quadratum von *Mioglareola gregaria* in Medialansicht.

O b e r s c h n a b e l (Abb. 6):

Der Oberschnabel ist, wie bei allen Glareolinae, breit und kurz. Er bietet darüber hinaus folgende Merkmale:

1. Processus maxillaris des Nasale spangenförmig dünn
2. Processus praemaxillares des Nasale umgreifen die Frontalfortsätze des Praemaxillare, ziehen auf die Ventralseite und verstärken so den knöchernen Schnabelfirst (pila supranasalis)
3. Knochernes Nasenloch (apertura nasalis ossea) caudal gerundet
4. Accessorische Gaumenlücke und breiter processus palatinus des Maxillare ausgebildet

Merkmale 1, 2 und 3 charakterisieren den Zustand der Glareolinae hinsichtlich Holorhinie und Prokinetismus. Hierbei gehört die V e r s t e i f u n g d e s S c h n a b e l f i r s t e s (2) zum Prokinetismus, bei welchem ein an sich starrer Oberschnabel nur in einer scharnierartigen schmalen Biegezone gegen den Schädel bewegt werden kann.

Merkmal 1 ist ein Hinweis darauf, daß dieser Zustand sekundär erworben wurde. Die Versteifung des Oberschnabels ist bei *Mioglareola* noch weniger vollständig verwirklicht als bei *Glareola* (vgl. Abb. 5, Merkmale 3 und 4).

Die caudale Rundung der Nasenöffnung stellt einen Schritt zur Holorhinie dar, die aber nicht voll ausgebildet ist, weshalb Iudin (1965) sie als atypisch bezeichnet.

Zu Merkmal 4: Der processus palatinus des Maxillare wird von Lowe (1931) als „maxillopalatine process" oder einfach als „strut" (= Verstrebung) bezeichnet, ein Ausdruck den Iudin übernimmt.

Im Gegensatz zu diesen beiden Autoren mißt Hofer (1949) dem Vorhandensein bestimmter Öffnungen im sekundären Gaumendach, den accessorischen Gaumenlücken, keinerlei taxonomische Bedeutung bei.

Q u a d r a t u m (Abb. 7):

1. Condylus prooticus gegen condylus squamosus deutlich nach ventral und medial versetzt
2. Condylus medialis des ventral Gelenkkopfes relativ kurz
3. Processus orbitalis trägt keine nach dorsal hervorspringende Zacke
4. Processus squamosus wenig stark nach lateral hervortretend

Merkmal 1 bietet eine wichtige Unterscheidungsmöglichkeit der Brachschwalben von den Scolopacidae und Charadriidae. Bei letzteren, die den Glareolidae osteologisch näher stehen, ist eine Zweiteilung der Gelenkfläche am Quadratum und entsprechend auch am Schädel bereits angedeutet.

Die übrigen Besonderheiten unterscheiden *Mioglareola* von *Glareola*, wobei Nr. 3 die auffälligste ist und Nr. 2 ihre Entsprechung am Unterkiefer hat (vgl. Abb. 9, Merkmal 4).

Zur G e l e n k f l ä c h e d e s U n t e r s c h n a b e l s (Abb. 9):
1. Fossa caudalis relativ wenig eingeschnitten
2. Laterale Gelenkfläche springt stark hervor
3. Processus retroarticularis kräftig, etwas nach lateral gebogen
4. Gelenkgrube für den condylus medialis des Quadratum wenig tief

Bei den verglichenen rezenten Arten der Gattung *Glareola* sind die Gruben 1 und 4 stärker eingeschnitten, der Fortsatz (3) weniger gebogen sowie die Gelenkfläche (2) seitlich weniger hervortretend.

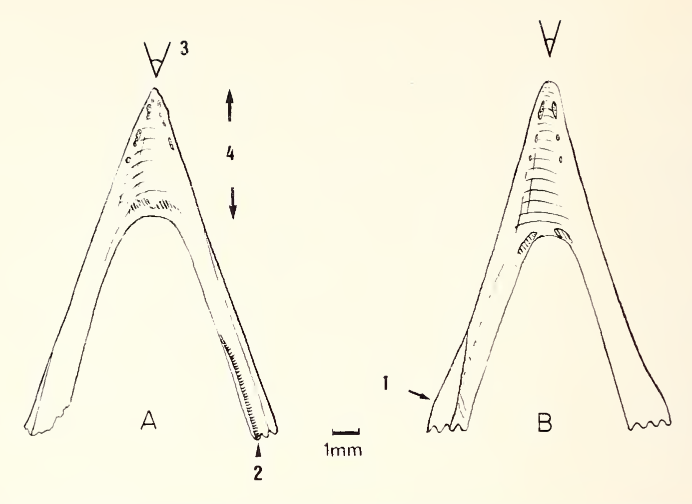


Abb. 8: Unterschnabelspitze von *Mioglareola gregaria* (A) in Dorsalansicht, zum Vergleich *Glareola pratincola* (B)

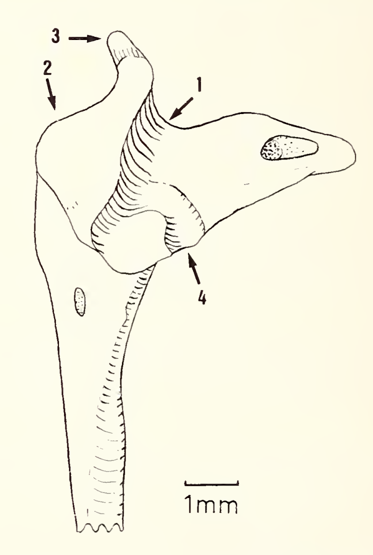


Abb. 9: Gelenkfläche des rechten Unterschnabelastes von *Mioglareola gregaria* in Dorsalansicht

Im mittleren Teil des Unterschnabels (Abb. 8) fehlt eine bei *Glareola pratincola* vorhandene Abplattung der crista tomialis (1). Weitere Merkmale der Mandibula:
2. Suturen zwischen den einzelnen Knochen deutlich zu erkennen
3. Rostraler Winkel zwischen den Außenkanten der beiden Unterkiefer nahezu 40°
4. Symphyse relativ kurz

Alle diese Merkmale sind charakteristisch für die Gattung *Mioglareola.*

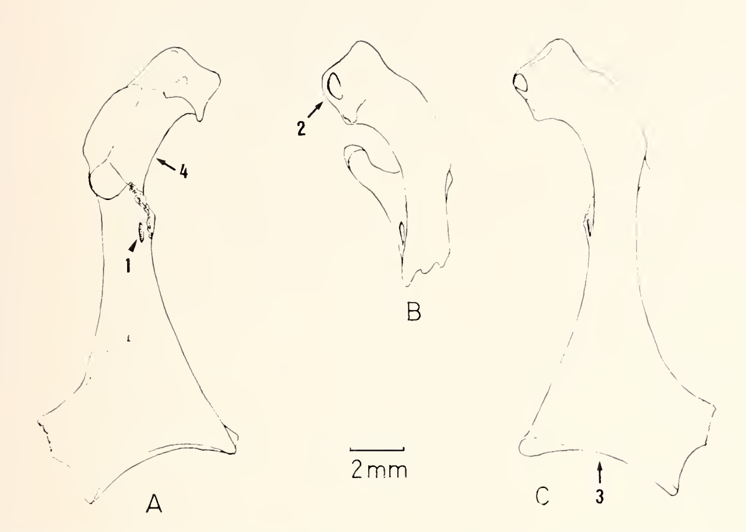


Abb. 10: Linkes Coracoid von *Mioglareola gregaria*, dorsal (A) und ventral (C); Cranialende eines anderen Stückes (B) mit erhaltenem processus procoracoideus.

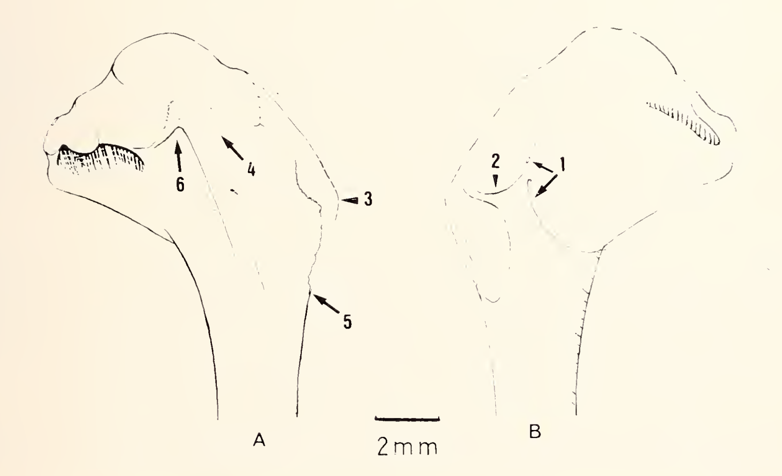


Abb. 11: Proximaler Gelenkkopf des rechten Humerus von *Mioglareola gregaria*, dorsal (A) und cranial (B)

C o r a c o i d (Abb. 10):
1. Foramen supracoracoideum vorhanden
2. Processus acrocoracoideus aufgebläht
3. Facies articularis sternalis in medio-lateraler Richtung gestreckt
4. Collum acrocoracoidei lang

Die ersten beiden Merkmale stellen Kennzeichen der Glareolinae dar, wobei Nr. 1 bei den Charadriiformes in der Regel vorhanden ist und nur bei bestimmten Gruppen, z.B. den Scolopacidae, fehlt. Nr. 2 ist dagegen spezieller Art, kommt aber bei den Laridae ebenfalls vor. Die übrigen beiden Kennzeichen charakterisieren *Mioglareola* innerhalb der Glareolinae.

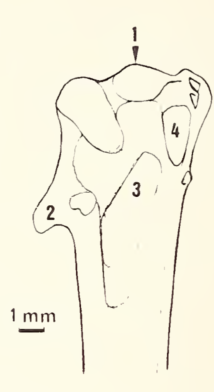


Abb. 12: Distaler Gelenkkopf des linken Humerus von *Mioglareola gregaria* in Cranialansicht.

Der Humerus ist s-förmig geschwungen, wie bei allen Glareolidae. Sein proximaler Gelenkkopf (Abb. 11) zeigt folgende Besonderheiten:
1. Sulcus nervi coracobrachialis cranialis deutlich ausgebildet und zu einem kurzen Kanal geschlossen
2. Impressio m. coracobrachialis cranialis groß, distal gerundet
3. Crista pectoralis dorsal ausladend
4. Knochenoberfläche distal der impressio m. supracoracoidei eingebuchtet
5. Crista pectoralis relativ kurz
6. Dorsale fossa tricipitalis angedeutet

Merkmal 1 ist charakteristisch für die Ordnung der Charadriiformes, 2, 3 und 4 kennzeichnen die Glareolinae. Hierbei ist die große, gerundete Ansatzgrube des m. coracobrachialis cranialis (2) ein sicheres Unterscheidungsmerkmal gegen die Möven (Laridae), bei denen die Grube scharfkantig und eckig ist. In diesem Merkmal, das in weniger ausgeprägter Form auch bei *Cursorius* ausgebildet ist, stehen die Glareolidae den Charadriidae nahe. Die kurze crista pectoralis (5) unterscheidet *Mioglareola* von der rezenten Gattung *Glareola*.

Was die fossa tricipitalis (6) anbelangt, so ist diese bei der rezenten Art *Glareola pratincola* variabel und ihr taxonomischer Wert ist deshalb in diesem Falle unsicher (Vgl. Abschnitt „Problematica").

Distaler Gelenkkopf des Humerus (Abb. 12):
1. Condylus ventralis nach distal hervorgewölbt
2. Processus supracondylaris dorsalis sehr kräftig
3. Fossa m. brachialis flach
4. Ligamentnarbe am tuberculum supracondylare ventrale nach proximal gestreckt

Die ersten beiden Merkmale sind kennzeichend für die Glareolinae, wobei das erste zur Unterscheidung gegen die Laridae, das zweite gegen die Cursoriinae dienen kann. Nr. 3 und 4 sind charakteristisch für *Mioglareola*.

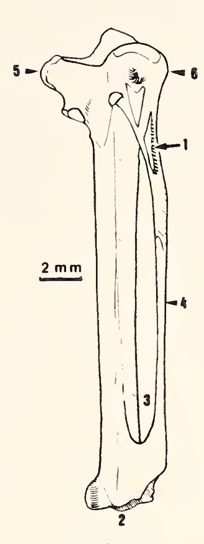


Abb. 13: Rechter Carpometacarpus von *Mioglareola gregaria* in Ventralansicht.

Der Carpometacarpus (Abb. 13) bietet trotz seiner kompliziert anmutenden Form nicht viele Merkmale; alle folgenden finden sich auch bei *Glareola*.

1. Ligamentnarbe gestreckt und ventral deutlich hervortretend
2. Distaler Gelenkkopf breit
3. Spatium intermetacarpale breit, vor allem distal
4. Os metacarpale minus gerade
5. Processus extensorius plump, nicht nach proximal gebogen
6. Breiteste Stelle der trochlea carpalis relativ weit proximal gelegen

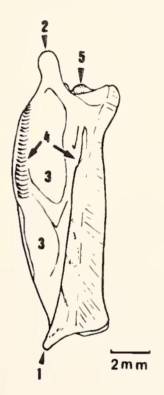


Abb. 14: Linke Phalanx proximalis digiti maioris in Dorsalansicht.

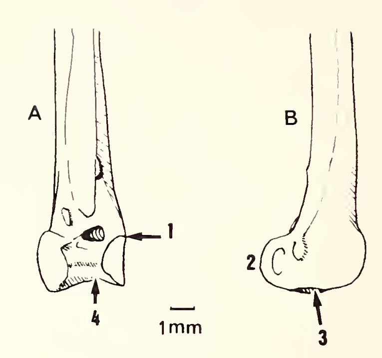


Abb. 15: Distaler Gelenkkopf des rechten Tibiotarsus von *Mioglareola gregaria* dorsal (A) und medial (B).

Die Phalanx proximalis digiti maioris (Abb. 14) ist sogar im Vergleich zu der von *Glareola* sehr groß.
1 + 2. Fortsätze betont kräftig
3. „Fenster" durch dünne Lamellen verschlossen
4. Sehnenrinnen der m.m. interossei deutlich ausgeprägt
5. Distale Gelenkfläche hervorspringend

Da der proximale Fortsatz (1) die Funktion eines Sehnenhalters hat, hängt dieses Merkmal mit Nr. 4 zusammen. Eine ähnliche Phalanx ist innerhalb der Charadriiformes noch bei den Seeschwalben (Sterninae) ausgebildet. Sie ist bei diesen aber im Verhältnis zu anderen Skelettelementen noch größer,und die Fenster (3) sind in der Regel durchbrochen.

Am Tibiotarsus zeigt der distale Gelenkkopf (Abb. 15) folgende Merkmale: Condylus medialis relativ weit nach proximal gezogen (1), tritt nach dorsal nicht besonders stark hervor (2) und ist distal nur schwach eingekerbt (3). Diese Kennzeichen sind glareolid und können als Unterschiede gegen die Scolopacidae dienen. Anders als bei den Charadriidae ist die area intercondylaris (4) nach distal geöffnet.

Der Tarsometatarsus (Abb. 16) ist verhältnismäßig kurz und gedrungen.
1. Trochlea 2 aufgebläht und wenig nach proximal gezogen
2. Foramen vasculare distale groß
3. Fossa metatarsalis 1 vorhanden
4. Schaft dorso-plantar nicht zusammengedrückt
5. Trochlea 4 lateral wenig hervortretend, deutlich kürzer als trochlea 3
6. Hypotarsus mit Kanal
7. Sehnenrinne für den m. flexor hallucis longus lateral deutlich begrenzt

Die angeführten Merkmale sind für die Glareolinae charakteristisch, wobei besonders Nr. 1 innerhalb der Charadriiformes selten ist. Nr. 2 ist den Brachschwalben mit den Charadriidae gemeinsam, von denen in sich aber durch das Vorhandensein einer Hinterzehe (3) unterscheiden. Zur Unterscheidung gegen die Scolopacidae können Merkmale 1, 2 und 4 verwendet werden. Der distal wenig verbreiterte Gelenkkopf und die Form der kurzen 4. trochlea (5) verhindern eine Verwechslung mit den Laridae. Der Kanal im Hypotarsus (6) ist kennzeichnend für *Mioglareola*, während Nr. 7 bei den meisten Arten von *Glareola* ebenso ausgebildet ist, nicht aber bei *Glareola nuchalis*.

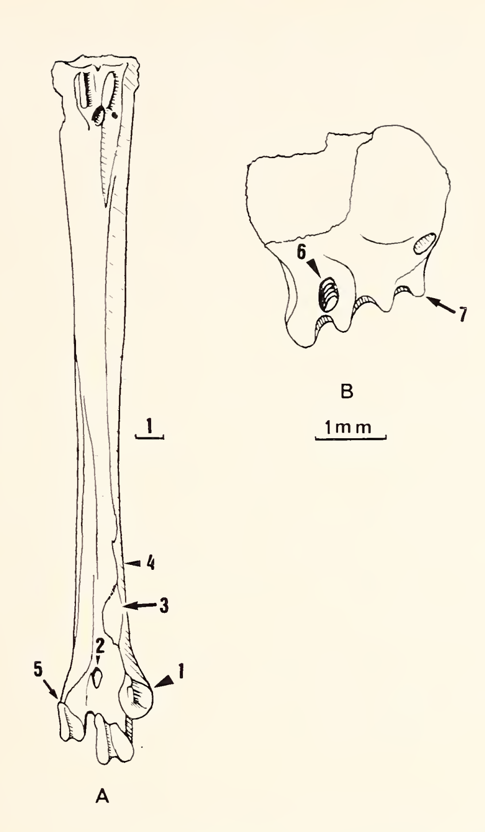


Abb. 16: Linker Tarsometatarsus von *Mioglareola gregaria* in Plantaransicht (A); rechter Tarsometatarsus in Proximalansicht (B).

B r u t n a c h w e i s

Bei der Bearbeitung fossiler oder subfossiler Vogelfunde, ist es besonders für Folgerungen bezüglich Klima oder Biotop von hervorragender Bedeutung zu wissen, ob eine bestimmte Art am Fundort genistet hat. Das Auffinden juveniler Knochen wird zu Recht als Hinweis auf das Nisten der entsprechenden Art aufgefaßt, und von *Mioglareola gregaria* liegen einige juvenile Stücke vor. Eine Schwierigkeit stellt hier allerdings die Tatsache dar, daß noch nicht genügend bekannt ist, in welchem Zustand der Entwicklung und Ausformung sich die einzelnen Knochen eines Jungvogels befinden, wenn er beginnt größere Flüge zu unternehmen. Besonders bei Zugvögeln — oder im Falle fossiler Funde bei Arten, die zumindest für große Bewegungen in Frage kommen — wirkt sich diese Unkenntnis hinderlich aus. Auf der anderen Seite lassen sich nämlich Knochen von Individuen, die mit Sicherheit nicht flügge waren, oft nicht sicher genug einer bestimmten Art zuordnen.

Unter besonders glücklichen Fundumständen erlaubt eine Eigenheit der Fortpflanzungsphysiologie der Vögel, den Brutnachweis zweifelsfrei zu erbringen. Es handelt sich um den sogenannten Medullarknochen, eine Erscheinung im Skelett legender weiblicher Vögel. Dieser Medullarknochen ist eine Spongiosa-ähnliche Substanz und leitet seinen Namen davon ab, daß er das cavum medullare der Knochen erfüllt. Er hat keine mechanische Funktion, sondern stellt eine Calciumreserve dar, die es dem Vogel ermöglicht, ein legereifes Ei innerhalb kurzer Zeit mit einer Kalkschale zu umgeben. Eine legende Henne kann so innerhalb eines einzigen Tages 10 % ihrer gesamten Knochensubstanz mobilisieren (Taylor, 1970). Hierbei wird der Medullarknochen resorbiert und vor Ablage des nächsten Eies wieder aufgebaut.

Entsprechend ist sein Vorhandensein an eine relativ kurze Periode des Fortpflanzungszyklus gebunden und zwar von etwa 2 Wochen vor Ablage des ersten Eies bis etwa 3 - 4 Wochen nach Ablage des letzten. Der Medullarknochen wird also während der Zeit des Brütens wieder zurückgebildet.

Ist in einem zerbrochenen Skelettelement ein Medullarknochen ausgebildet, so kann dieser kaum übersehen werden. Er hat das Aussehen einer dichtmaschigen Spongiosa, die von den Rändern in das cavum medullare hineinwächst. Für eine Abbildung kann auf Benoit (1950, S. 372) hingewiesen werden.

Von *Mioglareola gregaria* liegt ein distaler Humerus vor, dessen Innenraum völlig mit Medullarknochen angefüllt ist, was den Nachweis darstellt, daß diese Art am Riessee im Sarmat gebrütet hat. Siehe Taf. 2, Fig. 7-9.

Die Supraorbitalgruben als Salzanzeiger

Innerhalb der gesamten Ordnung der Charadriiformes ist die Anlage einer Drüse vorhanden, die in oder auf der Orbita gelegen ist und deren Ausführgang sich in die Nasenhöhle öffnet. Diese Drüse war den Anatomen bereits seit längerem bekannt und unter Namen, wie Nasendrüse oder Supraorbitaldrüse beschrieben worden. Ebenso bekannt war die Tatsache, daß die Drüse auf den Frontalia Abdrücke hinterläßt, wenn sie besonders groß ist. So schreibt Marinelli (1936): „Zu den auffälligsten Skulpturen, welche wir am Schädeldach beobachten können, gehören die Supraorbitalgruben. Sie liegen im Frontale nahe dem Seitenrand gegen die Orbita und beherbergen die Nasendrüse, deren Größe übrigens nicht immer aus dieser Grube allein abgelesen werden kann, da sie manchmal dem Stirnbein aufliegt, ohne einen Eindruck hervorzurufen. Im allgemeinen zeigen Seevögel (Limicolae, Alcidae, Colymbidae, Sphenisci) die größten Drüsen und tiefsten Gruben ....., woraus man auf einen Zusammenhang der Drüsenausbildung mit der Möglichkeit des Eindringens von Seewasser in die Nasenhöhle schloß.“

Die Funktion wurde aber damals noch nicht richtig erkannt, man nahm an, daß die Drüse die Aufgabe habe, die Schleimhäute der Nase gegen die Einwirkung von Salzwasser zu schützen. Ihre wahre Funktion wurde erst vor relativ kurzer

Zeit entdeckt (Schmidt-Nielsen, Jörgensen und Osaki, 1958): Die Nasendrüse ist imstande, Kochsalz aus dem Körper des Vogels auszuscheiden und übertrifft die Aktivität der Nieren hierin um das zehnfache. Entsprechend wird sie heute häufig als Salzdrüse bezeichnet und ist innerhalb der Charadriiformes besonders bei den Alcidae, aber auch bei den Chionididae und Laridae stark entwickelt, da diese Seevögel ihren Wasserbedarf aus Meereswasser decken müssen. Ebenso wie das Seewasser, beeinflußt das Wasser salziger oder brackiger Binnenseen die Größe der Nasendrüse der dort lebenden Vögel (Cooch, 1964). Iudin (1965), der sich mit der Nasendrüse der Charadriiformes und ihrem Abdruck auf dem Schädeldach ausführlich beschäftigt, weist darauf hin, daß ihre Größe nicht ohne weiteres taxonomisch gedeutet werden darf, sondern daß sie mit der Lebensweise zusammenhängt. Sie ist z.B. bei *Charadrius hiaticula* mehr als dreimal so groß wie bei der eng verwandten Art *Ch. dubius*. Ersterer nistet am Ufer des Meeres, letzterer ist eine kontinentale Art.

Der Schluß von der Größe der Nasendrüse auf den Salzgehalt des Wassers im Biotop eines Vogels erscheint demnach gerechtfertigt. Erschwert ist die Schlußfolgerung natürlich beim Fossilmaterial dadurch, daß nicht die Größe der Drüse selbst bekannt ist, sondern nur die ihres Abdrucks.

Technau (1936), der die Nasendrüsen der Vögel eingehend untersucht hat, gliedert diese entsprechend ihrer Größe und Lage in verschiedene Typen. In ihrer stärksten Ausbildung liegt die Nasendrüse außerhalb der Orbita auf dem knöchernen Schädeldach und hinterläßt auf den Frontalia entsprechende Eindrücke, die Supraorbitalgruben. Der Schluß von der Lage allein auf die Größe ist aber nicht immer zulässig, wie Iudin aufzeigt:

Obwohl die supraorbitale Lage in der Regel etwas über die Größe der Nasendrüse aussagt, ist Vorsicht geboten, da dieser Zusammenhang nicht stets besteht.

Der Hinweis auf salzhaltiges Wasser wird deshalb für den Fall von *Mioglareola gregaria* nicht von der supraorbitalen Lage der Nasendrüsen — d.h. der Existenz von Supraorbitalgruben — abgeleitet, sondern von der Größe des Abdrucks und des äußeren foramen orbito-nasale, das den Ausführgang der Drüse in die Nasenhöhle umfaßt. (Siehe Abb. 3 und Taf. 1, Fig. 3)

Gattung *Glareola* Brisson, 1760

Glareola neogena **n. sp.**

(Taf. 1, Fig. 9; Taf. 2, Fig. 1, 2)

Holotypus — Rechter Humerus (Taf. 1, Fig. 9, Taf. 2, Fig. 1), BSM 1970 XVIII 852.

Typlokalität und weitere Vorkommen: Steinberg im Nördlinger Ries; Goldberg.

Geologisches Alter — Sarmat; in der Säugetierstratigraphie sind die Funde aus dem Ries vorläufig altersmäßig mit Sansan gleichzusetzen, das die 6. neogene Einheit NM 6 bei Mein (1975) darstellt.

Namengebung — nach ihrem Vorkommen im Jungtertiär (= Neogen).

Diagnose — Ausgestorbene Brachschwalbe, von der Größe der rezenten *Glareola nuchalis* und *G. lactea.* Humerus: crista bicipitalis relativ kurz, Knochenoberfläche distal der impressio m. supracoracoidei stark eingetieft; Phalanx prox. dig. maioris groß; Tarsometatarsus: eminentia intercondylaris relativ wenig hervortretend.

Material — 17 Stücke

BSM: Maxilla: 1, Quadratum: 1 sin; Coracoid: 1 sin; Humerus: 1 sin p, 3 sin d, 1 dex, 1 dex p, 1 dex p (Goldberg); Carpometacarpus: 1 sin; Phalanx digiti maioris: 1 sin; Tarsometatarsus: 1 sin, 1 sin juv, 1 sin d, 1 dex.
SH: Quadratum: 1 sin.

Maße — Siehe Tab. 2

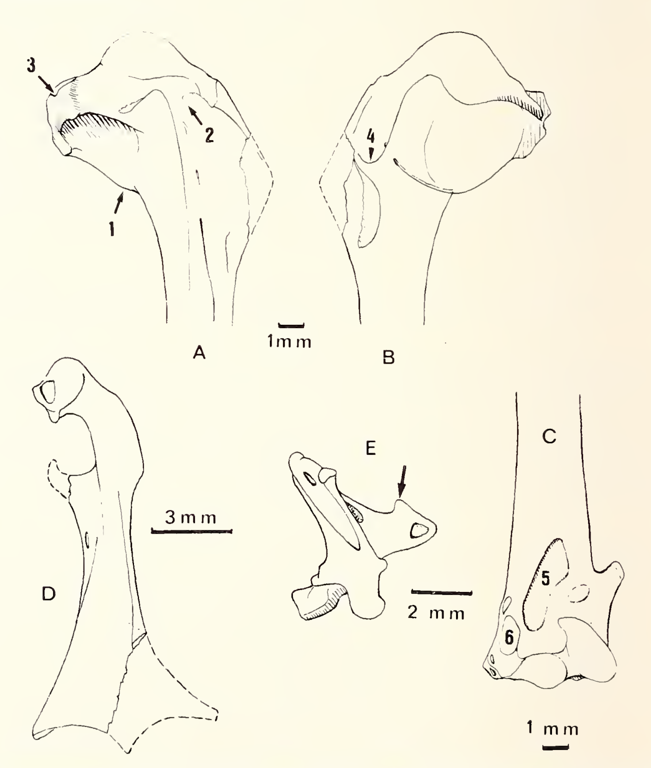


Abb. 17: *Glareola neogena:* Proximaler Gelenkkopf des rechten Humerus; von caudal (A) und cranial (B); distaler Gelenkkopf des linken Humerus von cranial (C); linkes Coracoid, ventral (D), linkes Quadratum, medial (E).

K u r z b e s c h r e i b u n g d e s H o l o t y p u s (Abb. 17, A und B)

Ein wesentliches Merkmal der Gattung *Glareola* ist die Länge der crista pectoralis, die bei *G. neogena* nahezu ebenso bedeutend ist wie bei der wesentlich größeren *Mioglareola gregaria* (Vgl. Tab. 2). Innerhalb der Gattung *Glareola* weist *G. neogena* folgende Besonderheiten auf:
1. Crista bicipitalis wenig nach distal gezogen
2. Caudalfläche des Knochens distal der impressio m. supracoracoidei stark eingetieft
3. Sulcus transversus am Ventralende etwas nach distal gezogen
4. Impressio coracobrachialis cranialis distal breit gerundet

Merkmale 1 und 2 unterscheiden *G. neogena* sowohl von *G. lactea* als auch von *G. nuchalis.* In den beiden anderen Merkmalen stimmt *G. neogena* mit *G. nuchalis* überein, unterscheidet sich aber von *G. lactea.* Der distale Gelenkkopf ist am Holotyp leicht beschädigt und wird deshalb anhand eines Paratypus (Abb. 17, C) behandelt:
5. Fossa m. brachialis eingetieft
6. Ligamentnarbe am tuberculum supracondylare ventrale kurz

Beide Merkmale gehören zum osteologischen Bild von *Glareola* und unterscheiden somit *G. neogena* von *Mioglareola gregaria.*

K u r z b e s c h r e i b u n g d e r z u g e o r d n e t e n S k e l e t t e l e m e n t e.

Das Q u a d r a t u m (Abb. 17, E) weist am processus orbitalis eine für *Glareola* typische Zacke auf.

Der T a r s o m e t a t a r s u s (Abb. 18) zeigt folgende Merkmale:
1. Foramen vasculare distale groß
2. Eminentia intercondylaris relativ flach
3. Crista externa hypotarsi schwach ausgebildet
4. Kein Kanal vorhanden

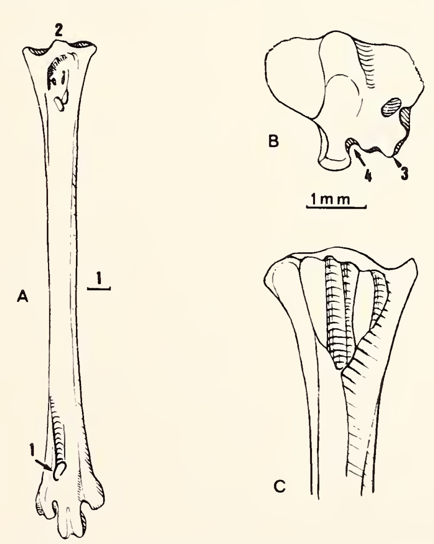


Abb. 18: Rechter Tarsometatarsus von *Glareola neogena,* dorsal (A), proximal (B) und plantar (C).

Nr. 1 ist charakteristisch für die Brachschwalben, Nr. 2 unterscheidet *G. neogena* von *G. nuchalis* und *G. lactea*. Die Ausbildung des Hypotarsus (Nr. 3 und 4) entspricht den rezenten Arten von *Glareola*, wobei *G. nuchalis* am ähnlichsten ist.

Beziehungen und Unterschiede

In der Ausbildung des Oberkiefers, vor allem der Lage und Form der foramina neurovascularia und dem Fehlen einer nennenswerten Verstärkung der pila supranasalis steht *Glareola neogena* der zuvor beschriebenen fossilen Art *Mioglareola gregaria* nahe. Dies gilt auch bezüglich der Größe der Phalanx proximalis digiti maioris. Die Verstärkung der pila supranasalis ist aber auch bei den kleinen rezenten Formen nicht sehr deutlich ausgebildet, und Form und Lage der foramina neurovascularia stimmen bei der rezenten Art *Glareola nuchalis* mit den fossilen Brachschwalben überein.

Die übrigen Skelettelemente, insbesondere Humerus und Tarsometatarsus, zeigen bei *neogena* übereinstimmend das Bild der Gattung *Glareola*. Von den verglichenen rezenten Formen steht ihr die afrikanische *G. nuchalis* am nächsten.

Meßstrecken

Die Meßstrecken entsprechen in Lage und Zeichen den bereits in früheren Arbeiten des Verfassers definierten: Quadratum (Ballmann 1973), Coracoid, Humerus, Carpometacarpus, Femur, Tibiotarsus, Tarsometatarsus (Ballmann 1969 a, b). Eine Ausnahme stellt die mediale Länge LM am Coracoid dar. Sie entspricht der Länge medial bei v. d. Driesch (1976). Neu hinzu kommen die Skelettelemente Cranium, Maxilla, Mandibula und Phalanx proximalis digiti maioris.

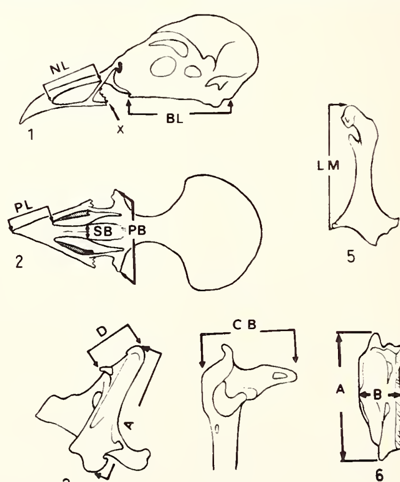


Abb. 19: Meßstrecken an Cranium (1,2), Quadratum (3), caudaler Mandibula (4), Coracoid (5) und Phalanx proximalis digiti maioris (6).

Skelettelement	Meßstrecke		
	Benennung		Lage
Cranium (vgl. Abb. 19)	Länge der Schädelbasis	BL	zwischen rostrum sphenoidale und caudalem Rand des condylus occipitalis
	Präorbitale Breite	PB	zwischen linkem und rechtem proc. supraorbitalis des os lacrimale
Maxilla (vgl. Abb. 19)	Pränasale Länge	PL	zwischen rostralem Rand der apertura nasalis ossea und der Spitze des knöchernen Schnabels
	Länge des knöchernen Nasenloches	NL	zwischen rostralem und occipitalem Rand der apertura nasalis ossea
	Breite des knöchernen Schnabelfirstes	SB	Breite der pila supranasalis dort, wo die proc. praemaxillares des os nasale in der Dorsalansicht enden
Quadratum (vgl. Abb.19)	Höhe	A	zwischen ventralem Rand des condylus medialis und dorsalem Rand des condylus squamosus
	dorsale Breite	D	zwischen lateralem Rand des condylus squamosus und medialem Rand des condylus prooticus
Mandibula (vgl. Abb. 19)	Länge der Unterkiefersymphyse	SL	zwischen rostralem und caudalem Rand der symphysis mandibulae
	caudale Breite	CB	zwischen medialem Rand des proc. mandibulae medialis und lateralem Rand des proc. mand. lateralis
Coracoid	mediale Länge (vgl. Abb. 19)	LM	zwischen cranialem Ende des proc. acrocoracoideus und dem angulus medialis
	Breite der Gelenkfläche mit dem Sternum	B	zwischen angulus medialis und angulus lateralis
Humerus	Länge	A	zwischen proximalem Rand des caput humeri und distalem des condylus ventralis
	distale Breite	C	zwischen epicondylus ventralis und epicondylus dorsalis des proc. supracondylaris dorsalis
	Länge des Humerus distal der crista pectoralis	F	zwischen distalen Enden von crista pectoralis und condylus ventralis

Skelettelement	Meßstrecke		
	Benennung		Lage
	Länge der crista pectoralis	A—F	zwischen proximalem Rand des caput humeri und distalem Ende des crista pectoralis
Carpometacarpus	Länge	A	zwischen proximalem Rand der trochlea carpalis und facies articularis digitalis minor
	proximale Breite	B	zwischen caudalem Rand der facies articularis ulnocarpalis und cranialem Rand des proc. extensorius
Phalanx proximalis digiti maioris (vgl. Abb. 19)	Länge	A	zwischen processus proximo-caudalis und processus distalis
	Breite	B	zwischen cranialem und caudalem Rand auf halber Länge des Knochens
Femur	Länge	A	zwischen proximalem Rand des trochanter und distalem Rand von condylus medialis und lateralis
Tibiotarsus	distale Breite	C	zwischen medialem Rand des condylus medialis und lateralem des cond. lateralis
	Länge des Schaftes	H	zwischen dem distalem Ende der crista fibularis und dem proximalen Rand des arcus extensorius
Tarsometatarsus	Länge	A	zwischen eminentia intercondylaris und distalem Rand der trochlea 3
	proximale Breite	B	zwischen medialem Rand der cotyla medialis und lateralem der cotyla lateralis
	distale Breite	D	zwischen medialem Rand der trochlea 2 und lateralen Rand der trochlea 4

Maßangaben

In Tab. 2 werden die Maße von *Mioglareola gregaria* und *Glareola neogena* denen rezenter Arten gegenübergestellt. Bei den rezenten Arten wurden nach Möglichkeit ein Exemplar durchschnittlicher Größe gewählt.

Skelettelement / Meßstrecke	*Glareola pratincola*	*Glareola maldivarum*	*Glareola nuchalis*	*Glareola lactea*	*Mioglareola gregaria*	*Glareola neogena*
Cranium						
Länge der Schädelbasis	18	19	13	12	18	
Präorbitale Breite	12	13	10	9	14-15	
Maxilla						
Länge des knöchernen Nasenloches	13	14	10	9	12	
Pränasale Länge	8	8,5	5	5	6-7	4,5
Breite des knöchernen Schnabelfirstes	1,5	1,5	1	1	2	1
Quadratum						
Höhe	9	9	6	6,5	7,5-8	6,5
dorsale Breite	4	3,5	2,5	3	3,5	3
Mandibula						
Länge Symphyse	6	6	4	4	5	
caudale Breite	6,5	6,5	5	5	6-6,5	
Coracoid						
Mediale Länge	17,5	18	14,5	12	16,5	14,5
Breite der Gelenkfläche mit dem Sternum	5,5	6	4,5	4	6-6,5	
Humerus						
Länge	40,5	41	33	30,5	36-36,5	31
distale Breite	6,5	6	5	5	6-6,5	5
Länge der crista pectoralis	13	13	10,5	9,5	9,5-10,5	9,5-10
Länge distal der crista pectoralis	29	28	22,5	21	26-26,5	21,5-23
Carpometacarpus						
Länge	27	27	21,5	22	22,5-24	20,5
proximale Breite	6,5	6,5	5	5	6	5,5
distale Breite	4,5	4,5	3	3	3,5-4	3,5
Phalanx prox.dig. maioris						
Länge	14	13,5	10,5	10	15	13
Breite	4,5	4,5	3,5	3,5	5	4
Femur						
Länge	25,5	25	19	19	22,5-24	
Tibiotarsus						
distale Breite	4	3,5	3	2,5	3,5-4	
Länge des Schaftes	31	30	22,5	23,5	27	
Tarsometatarus						
Länge	32,5	31,5	20,5	20,5	25-26	19,5-23
proximale Breite	4,5	4	3	3	3,5	3
distale Breite	4,5	4	3	3	3,5-4	3

Tab. 2: Maße der fossilen Glareolinae im Vergleich zu rezenten Vertretern der Gattung *Glareola,* alle Angaben in mm.

Problematica

Einige Stücke des vorliegenden Materials lassen sich nicht ohne weiteres den zuvor beschriebenen Arten zuordnen, obwohl es sich auch hier offenbar um Glareolidenreste handelt. Sie wurden zu zwei Formen zusammengestellt, wobei die Zuordnungen allerdings fraglich sind.

Mioglareola n. sp. ?
(Taf. 2, Fig. 5)
Material: 3 Stücke
BSM: Humerus: 1 sin; Tarsometatarsus: 1 p dex, 1 fr.

Der Humerus (Abb. 20A) zeigt alle Merkmale von *Mioglareola gregaria,* ist jedoch leichter gebaut und hat eine kürzere crista pectoralis (1); eine dorsale fossa tricipitalis fehlt (2). Die beiden Tarsometatarsi sind ebenfalls leicht gebaut und — soweit ihr Erhaltungszustand eine Beurteilung erlaubt — kurz im Vergleich zu *Mioglareola gregaria.*

Glareolidarum gen. et sp. indet.
(Taf. 2, Fig. 6)
Material: 3 Stücke
BSM: Maxilla: 1; Tarsometatarsus: 1 sin, 1 sin juv.

Dem Tarsometatarsus (Abb. 20 B, C) fehlt der distale Gelenkkopf. Er ist schlanker als der von *Mioglareola gregaria* und weist eine starke crista medialis auf (1) sowie eine ausgeprägte fossa m. flexoris hallucis brevis (2). Seine Gesamtlänge hat über 30 mm betragen. Die mit Vorbehalten zugeordnete Maxilla ist schlanker als die von *M. gregaria* und weist einen spitzeren rostralen Winkel auf.

Abb. 20: Linker proximaler Humerus von *Mioglareola* n. sp. ? in Caudalansicht (A). Linker proximaler Tarsometatarsus von Glareolidarum gen., sp. in Proximalansicht (B) und Plantaransicht (C).

Ergebnisse und Folgerungen

Morphologische Ergebnisse

Die Darstellung aller Beziehungen und Unterschiede, die bei der Untersuchung des rezenten Vergleichsmaterials auffielen, würde zu weit in Richtung einer Revision der Systematik der Glareolidae führen. Eine solche sollte jedoch nur auf der Grundlage vollständigen rezenten Skelettmaterials erfolgen.

Ein Teil der morphologischen Daten ist in die Diagnosen der fossilen Arten und die osteologische Charakterisierung der Brachschwalben (S. 63) eingeflossen, ein anderer liegt der Abgrenzung und dem Aufbau der vorliegenden Arbeit zugrunde. An dieser Stelle soll versucht werden, diese letztere Komponente besser sichtbar zu machen.

Die einzelnen Skelettelemente wurden mit unterschiedlicher Ausführlichkeit behandelt, weil sie sich in Art und Anzahl ihrer osteologischen Merkmale stark unterscheiden.

Je nach Art bewegen sich Merkmale zwischen den beiden polaren Begriffen ‚allgemein' und ‚speziell', wobei ein Merkmal als allgemein angesehen wird, wenn es für eine hohe taxonomische Einheit charakteristisch ist. Die allgemeinsten hier noch interessierenden osteologischen Kennzeichen sind die, welche es ermöglichen die Knochen eines Vogels als Vertreter der Klasse Aves, von denen anderer Tetrapoden zu unterscheiden, z.B. die Verwachsung bestimmter Tarsalia und Metatarsalia zum Tarsometatarsus. Am anderen Ende der Skala stehen solche Merkmale, die für eine einzelne Art charakteristisch sind.

Bei der Bearbeitung neogener Vögel erfolgt hauptsächlich ein Vergleich mit nahverwandten rezenten Formen und entsprechend dieser Problemstellung liegt das Hauptgewicht auf den speziellen Merkmalen. Besonders reich an osteologischen Kennzeichen sind die cranialen Skelettelemente, wobei im vorliegenden Falle die rostralen Teile des Schnabels Merkmale aufweisen, die auf dem Niveau der Gattung oder darunter relevant sind; bestimmte Partien des Neurocraniums, wie die Ohrregion, bieten dagegen keine so speziellen Differenzierungsmöglichkeiten.

Unter den postcranialen Skelettelementen hat der Humerus die größte Anzahl von Merkmalen, nämlich ca. 40. Danach folgen Tarsometatarsus, Carpometacarpus und Tibiotarsus, mit je etwa 30, das Coracoid mit über 20 und schließlich die noch einfacher gestalteten, wie der Femurknochen.

Auf eine Beschreibung des letzteren wurde verzichtet, da an ihm keine Merkmale gefunden werden konnten, die auf dem Niveau der Familie oder einer niedrigeren taxonomischen Einheit von Bedeutung gewesen wären. Dies macht deutlich, daß der überwiegende Anteil der Merkmale am Femur allgemeinerer Art ist, was auch für die anderen Skelettelemente gilt. So finden sich am Humerus von *Mioglareola* nur 4 osteologische Besonderheiten, in denen sie sich von *Glare-*

ola unterscheidet, während der distale Tibiotarsus oder der Carpometacarpus auf diesem Niveau kaum noch etwas bieten.

Systematische und phylogenetische Ergebnisse

Zur Stellung der fossilen Gattung *Mioglareola* im System ist zu sagen, daß sie keineswegs ein Bindeglied zwischen den beiden Unterfamilien der Glareolidae darstellt, sondern eindeutig zu den Glareolinae gehört. Dies geht schon allein aus ihrem kurzem, leicht gebauten Tarsometatarsus hervor, der zudem eine Gelenkungsfläche für den Metatarsus der Hinterzehe aufweist, welche bei den Cursorinae nicht vorhanden ist.

Innerhalb der Glareolinae zeichnet sich *Mioglareola* allerdings durch einige Besonderheiten aus, die als ursprünglich angesehen werden müssen. So ist die pila supranasalis des Oberschnabels nicht verstärkt und die crista pectoralis des Humerus deutlich kürzer als bei — an Größe vergleichbaren — Vertretern der rezenten Gattung *Glareola*. Auch das Vorhandensein eines Kanals im Hypotarsus ist als ursprünglich zu werten. Ein weiteres Merkmal, das möglicherweise ebenfalls primitiv ist, ist die Form und Lage der foramina neurovascularia auf der Ventralseite des Oberschnabels, die in ähnlicher Ausbildung von den verglichenen rezenten Arten nur bei *G. nuchalis* vorgefunden wurden. Schwieriger zu werten sind die persistierenden Suturen zwischen einzelnen Knochen sowohl des Ober- als auch des Unterkiefers, das Fehlen des Vorsprungs am processus orbitalis des Quadratum sowie die Vielzahl kleinerer Unterschiede an den verschiedenen Skelettelementen.

Insgesamt gesehen jedoch ist *Mioglareola* der rezenten Gattung *Glareola* so ähnlich, daß bei Auffinden nur eines einzelnen ihrer postcranialen Skelettelemente, welches nicht gerade der Humerus ist, durchaus die Gefahr bestünde, es als zu *Glareola* gehörig anzusprechen.

Bei *Glareola neogena* sind die Merkmale, in denen *Mioglareola* von den rezenten Brachschwalben abweicht, bereits so ausgebildet, wie man sie auch bei den Vertretern der heutigen Gattung *Glareola* findet. Dies gilt besonders für die Länge der crista pectoralis am Humerus und die Ausbildung des Tarsometatarsus, die als wesentliche Merkmale angesehen werden. Sie gehören nämlich beide zu dem speziellen Merkmalskomplex, der die Glareolinae als die ‚Schwalben unter den Charadriidae s. l.' ausweist. Mit *Glareola neogena* ist im Knochenbau bereits der Anpassungsgrad der rezenten Glareolinae in dieser Richtung erreicht.

Sibley und Ahlquist (1972: 128) formulierten anläßlich eines Überblicks über die Systematik der Charadriiformes bezüglich der Glareolidae zwei Fragen:

1. Ist die Familie der Glareolidae (Brachschwalben und Rennvögel) eine monophyletische Gruppe?
2. Zweigen sie vom larinen oder pluvialinen Ast des Stammbaums der Charadriiformes ab?

Im Lichte der vorliegenden Untersuchung ist die erste Frage zu bejahen, wenn man nicht Arten wie *Pluvianus aegyptius* in die Familie einbezieht. Dies wurde allerdings bereits von Iudin (1965) klargestellt.

Die zweite Frage ist etwas schwer zu verstehen, da die beiden Autoren keinen Stammbaum der Charadriiformes vorstellen.

Was die Verwandtschaft der Glareolidae mit den Laridae betrifft, so spricht nichts dafür, daß die Entwicklung der Brachschwalben über möwenähnliche Vorfahren verlief. Die Glareolidae stehen der heutigen Familie der Charadriidae — zumindest in ihrem Knochenbau — näher als den Laridae. Für eine genaue Beantwortung der Abzweigungsfrage reichen unsere Kenntnisse noch nicht aus.

Zur durch Fossilien belegten Phylogenie der Charadriiformes ist zu sagen, daß für das Obermiozän oder früher die Familien der Charadriidae, Scolopacidae, Alcidae und Laridae nachgewiesen sind (Brodkorb, 1967) und eigentlich kein Zweifel daran besteht, daß auch die übrigen Familien bereits vorhanden waren.

Auch daß eine rezente Gattung schon im Obermiozän auftritt, ist innerhalb der Klasse der Vögel nichts Ungewöhnliches. Dies heißt nicht, daß bereits alle rezenten Gattungen damals schon existiert haben: die Entstehung vieler Gattungen, die heute an kühlgemäßigte oder boreale Lebensräume angepaßt sind, stand sicherlich noch bevor. Bei insektenfressenden nichtpasseriformen Vögeln allerdings, deren heutiger Verbreitungsschwerpunkt in den tropischen Faunenregionen liegt, könnte die Entstehung der rezenten Gattungen im Obermiozän bereits weitgehend abgeschlossen gewesen sein. Als Parallele zu den Glareolinae seien hier die noch stärker an das Erjagen von Insekten in der Luft angepaßten Apodinae genannt. Hier ist die hochentwickelte Gattung *Apus* bereits aus dem Obermiozän von Gargano (Ballmann, 1976) und aus La Grive bekannt.

Zoogegraphische Überlegungen

In früheren Arbeiten des Verfassers (Ballmann, 1969 a, b) wurden Beziehungen zwischen den heutigen paläotropischen Faunenregionen und der Ornis des europäischen Miozäns aufgezeigt. Besonders auffällig dabei ist, daß nicht nur pantropische Formen, wie die Capitonidae, gefunden wurden, sondern auch solche, die heute auf eine einzige Faunenregion beschränkt sind, wie Musophagidae, Phoeniculinae und Coliidae. In jedem dieser Fälle ist es die aethiopische Faunenregion, mit welcher ein derart enger Zusammenhang belegt wurde.

Die vorliegenden Funde weisen in die gleiche Richtung. Kleinwüchsige Brachschwalben von der Größe der fossilen *G. neogena* sind in der Gegenwart auf die beiden paläotropischen Faunenregionen beschränkt. Das Hauptverbreitungsgebiet der Glareolinae liegt ebenfalls in diesen beiden Faunenregionen, vor allem der aethiopischen. Darüber hinaus ist die afrikanische Art *Glareola nuchalis* den fossilen Brachschwalben des Ries ähnlicher als die vergleichbare asiatische *G. lactea*. Bevor nun aus diesen zoogeographischen Fakten Folgerungen bezüglich der damals herrschenden klimatischen und ökologischen Verhältnisse gezogen werden können, müssen noch einige Fragen geklärt werden. Darf man für derartige Folgerungen die Verhältnisse eines Hauptverbreitungsgebietes rezenter Taxa zugrunde legen, also hier etwa die des wichtigsten Verbreitungsgebietes der Glareolinae?

Entsprechend der Verbreitung der Unterfamilie der Glareolinae betrachtet Voous (1962) die europäischen Arten der Gattung *Glareola* als wahrscheinlich zum indo-afrikanischen Faunentyp gehörig. Diese Einstufung ist zweifellos auch für die fossilen europäischen Formen gerechtfertigt. Erlaubt sie aber ins Detail gehende Schlüsse bezüglich klimatischer Ansprüche?

Seitens der Paläornithologie wurden klimatologische Folgerungen auf der Grundlage tertiärer Funde bisher nur in sehr allgemeiner Form gezogen und damit der komplizierten Verhältnisse Rechnung getragen. Wenn von ,tropischen Faunenelementen' die Rede war, so sollte damit ausgedrückt werden, daß ihre rezenten Verwandten in tropischen Faunenregionen leben. Die tropische Florenund Faunenregionen sind aber nicht mit tropischen Klimazonen gleichzusetzen, was auch von Schwarzbach (1968) in seiner Studie über das Klima des rheinischen Tertiärs besonders betont wird.

Allerdings sind Mißverständnisse nicht ausgeblieben: so schreibt Bolten (1977), daß die vom Verfasser aus der Fundstelle Goldberg 9 bestimmten Faunenelemente auf ein tropisches Klima schließen lassen. Aus diesem Grunde soll hier noch einmal ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß das Vorkommen von z.B. Coliidae im europäischen Miozän nicht als Beweis dafür gewertet werden darf, daß das Klima damals an den Fundorten tropisch war, d.h. einem A-Klima der Köppen'schen Klimaeinteilung entsprach. Dies schon allein deshalb nicht, weil Coliidae auch heute durchaus in warmgemäßigtem Klima, etwa dem Mittelmeerklima der Kapprovinz, vorkommen. Eine Faunenregion kann offensichtlich nicht mit einfachen klimatologischen Angaben umrissen werden.

Die Tatsache, daß das wichtigste Verbreitungsgebiet der rezenten Glareolinae in den paläotropischen Faunenregionen liegt, vermittelt also keine genauen Vorstellungen bezüglich des Klimas.

Aufgrund ihrer Morphologie und der daraus abgeleiteten Stellung im System müssen die Glareolinae aus dem Sarmat des Nördlinger Ries unter den rezenten Formen mit *Glareola nuchalis* verglichen werden. Diese Art lebt in der Gegenwart in tropischen Gebieten wie dem Kongobecken, wo sie noch dazu eine Flachlandform ist, deren Verbreitungsareal die 800-m-Höhenlinie nicht überschreitet (Verheyen, 1953; mündl. Mitteilung von A. Prigogine, 1978).

Darf man die klimatischen und ökologischen Ansprüche einer solchen Vergleichsart auf die verwandten Formen aus dem Sarmat übertragen?

Bei Funden, die älter als pleistozän sind, erweist es sich in der Paläornithologie als problematisch, mit den klimatischen Ansprüchen einer rezenten Vergleichsart zu arbeiten. Häufig weisen solche Arten nämlich ein eingeschränktes Areal auf, wobei die Ursachen der Arealbeschränkung vielfältig sein können und meist unbekannt sind. Jedenfalls spielt der Wettbewerb und damit die Verdrängung durch andere Formen eine wesentliche Rolle. Die Annahme, daß die Ursachen des Rückzugs rein klimatischer Art sind, ist wohl selten gerechtfertigt. Nur dann

aber ließen sich die klimatischen Bedingungen des Areals der Vergleichsart voll auf die fossilen Verwandten übertragen.

Die vorstehenden Überlegungen zeigen, daß die klimatischen Ansprüche der rezenten Art *Glareola nuchalis* nicht auf die morphologisch nahestehenden fossilen Glareolinae aus dem Sarmat des Nördlinger Ries übertragen werden dürfen. Es besteht nämlich der Verdacht, daß *G. nuchalis* ein Reliktareal einnimmt, was andere Ursachen haben dürfte als klimatische.

Klimatologische und ökologische Folgerungen

Um trotz der im vorhergehenden Abschnitt aufgezeigten Schwierigkeiten zu Schlußfolgerungen bezüglich des Klimas zu gelangen, ist es notwendig, die Aussage auf dasjenige Mindestmaß zurückzuschrauben, das bereits durch den Nachweis brütender Glareolinae getragen wird. Da Brachschwalben wärmeliebende Formen sind, deren Brutgebiete in Eurasien eine klimabedingte Nordgrenze aufweisen, lassen sich für die Temperaturen während der Zeit der Brut und Aufzucht der Jungen Mindestwerte festlegen.

Dies sind die Sommertemperaturen der Brutgebiete der nördlichsten rezenten Vertreter der Unterfamilie, soweit diese Formen nicht offensichtlich an Gegebenheiten angepaßt sind, deren Zutreffen wir für das Obermiozän Mitteleuropas mit Sicherheit ausschließen können. Auf solcher Grundlage erhaltene Temperaturen können als Mindestwerte für die klimatischen Bedingungen gelten, unter denen die sarmatischen Glareolinae des Nördlinger Ries lebten.

Die im eurasischen Steppengebiet endemische *Glareola nordmanni* wird von Stegmann (1958) als eine besondere Anpassungsform an das dort herrschende rauhe Klima betrachtet. Dieser Autor folgert aufgrund einer Vielfalt von Beobachtungen, daß die Ornis der Steppen sich aus denen der Wüsten und Savannen erst vom Ende des Tertiärs ab entwickelt hat und daher erdgeschichtlich jünger ist als diese. Für einen Vergleich mit miozänen Formen scheidet *G. nordmanni* demnach aus.

Die klimatischen Verhältnisse in den nördlichsten Brutgebieten von *G. pratincola* sind so, daß die westlich gelegenen bis etwa an das Schwarze Meer zu den C-Klimaten, die östlichen zu den B-Klimaten nach der Köppen'schen Einteilung gehören. Wie aus Abb. 2 und Tab. 1 hervorgeht, liegen die Brutgebiete alle südlich der 20°-Juli-Isotherme, und die Sommertemperaturen sind wohl der entscheidende Faktor der Begrenzung der Verbreitung der Glareolinae nach Norden. Sehr heiß sind die Sommer in den transkaspischen sowie den kaspischen Gebieten (Krasnovodsk bzw. Astrachan in Tab. 1) und man könnte hier noch die südspanischen hinzufügen. Geringer sind die Sommertemperaturen in der Camargue und der ungarischen Steppe. Die zurückhaltendste Schätzung der Temperaturen am sarmatischen Riessee, ergibt sich demnach anhand der heutigen Verhältnisse in den nördlichsten europäischen Brutvorkommen von *Glareola pratincola,* in der

Camargue und Ungarn. Über die Niederschläge kann zunächst nur gesagt werden, daß sicherlich eine Tendenz zur Aridität vorhanden war.

Die Frage nach dem Biotop, den eine fossile Ornis bewohnt hat, wird häufig durch die Schwierigkeit beeinträchtigt, daß die mit Sicherheit osteologisch ansprechbaren Taxa, häufig nicht an einen einzigen Lebensraum gebunden sind, sondern in unterschiedlichen Biotopen Vertreter aufweisen.

Dies ist zu einem gewissen Grad auch hier der Fall: obwohl die rezenten Arten der Glareolinae in ihrer Mehrzahl offene und weiträumige Landschaften bewohnen, kommen die kleinwüchsigen tropischen Formen *G. nuchalis, G. cinerea* und *G. lactea* auch in bewaldeten Gebieten vor. Sie sind dort allerdings auf Sandbänke sowie große, flache Felsen in und an breiten Flüssen beschränkt und jagen hauptsächlich über dem Wasser.

Setzt man jedoch den Vergleich mit den nördlichen Populationen von *Glareola pratincola* fort, so zeigt sich, daß Salz- und Sodaseen mit vegetationsfreien seichten Uferzonen und trockenfallenden Schlammflächen zum charakteristischen Biotop ihrer Nistkolonien gehören. Zusätzlich zu den ökologischen Argumenten, spricht das Vorhandensein von gut entwickelten Supraorbitalgruben am Schädel von *Mioglareola* für Salinität, und stellt einen weiteren Hinweis dafür dar, daß das Wasser des Riessees zur Zeit des Vorkommens der fossilen Glareolinae kein normales Süßwasser war.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit denen, die bereits von anderen Wissenschaftszweigen über den Riessee erarbeitet wurden, so ergibt sich eine sehr gute Übereinstimmung. Bolten (1977) kommt bei der Auswertung der vorgefundenen Landgastropoden zu dem Schluß, daß die trockenheitsliebenden Formen vorherrschen. Besonders auffallend ist hierbei, daß er kaum Arten findet, die als Bewohner eines feuchten Ufergürtels gelten könnten. In dieses Bild passen auch die von ihm erwähnten Trockenrisse in den pelitischen Sedimenten und den Mergelkalken des Riessees (S. 192).

Was die Frage nach der Salinität des Sees betrifft, so schließt Bolten (1977) anhand der wasserbewohnenden Gastropoden aus den Riessedimenten auf brackwasserähnliche Verhältnisse mit starken jahreszeitlichen Schwankungen des Ionengehaltes. Von Jung in Bolten, Gall und Jung (1976) wird auf das Vorkommen von halophilen Wasserpflanzen in den Riesseetonen von Wemding hingewiesen.

Diese Pflanzen gehören in die Verwandtschaft der rezenten Gattung *Ruppia,* die eine spezifische Brackwasserpflanze ist und besonders im mesohalinen Bereich bei 3-10 ‰ Salzgehalt gedeiht.

In Wemding wurden auch Reste von anderen Pflanzen gefunden, von Landpflanzen, die in der Umgebung des Riessees wuchsen. Jung nennt in erster Linie Hartlaubgewächse und Koniferen und bestimmt u.a. die Gattung *Zizyphus.* Er weist darauf hin, daß um das Gedeihen einer Hartlaubvegetation zu ermöglichen, die jährlichen Niederschläge mindestens 400-500 mm betragen müssen und vergleicht aufgrund der Pflanzenfunde die klimatischen Bedingungen des Ries im Sarmat mit denen der arideren Gegenden des heutigen Mittelmeerraums.

Ein weiterer interessanter Hinweis in der o.g. Arbeit ist, daß nach Befunden von v.d. Brelie sich unter den Pollen aus den Riessedimenten auffallend häufig solche des Chenopodiaceentyps finden. Vertreter dieser Pflanzenfamilie gehören auch heute zu den Charakterpflanzen der Brutgebiete von *Glareola pratincola.*

Wie bereits erwähnt, ernähren sich die Glareolinae in erster Linie von großen Insekten, deren zahlreiches Auftreten eine Voraussetzung für die Existenz einer Nistkolonie von Brachschwalben ist. Man darf deshalb der Bearbeitung der reichen Insektenfauna aus den Rieseetonen von Wemding, die von Bolten, Gall und Jung (1976) bereits angekündigt wurde, mit Interesse entgegensehen.

Zusammenfassung

137 Vogelreste aus karbonatischen Ablagerungen des miozänen Riessees wurden der Familie der Glareolidae zugeordnet und beschrieben. Über 130 davon gehören zu den beiden fossilen Brachschwalben *Mioglareola gregaria* nov. gen. et n. sp. und *Glareola neogena* n. sp. Erstere ist etwas kleiner als die rezente Art *Glareola pratincola*, letztere hat etwa die Größe von *G. nuchalis;* beide sind mit dieser rezenten afrikanischen Form nah verwandt. *Mioglareola gregaria* weist einige osteologische Besonderheiten auf, die innerhalb der Glareolinae als ursprünglich zu gelten haben.

Durch den Fund eines Humerus von *Mioglareola gregaria* mit ausgebildetem Medullarknochen konnte der Nachweis erbracht werden, daß diese Art am Ufer des miozänen Riessee gebrütet hat. Daraus wird gefolgert, daß die Witterungsbedingungen der Monate, während der die Brut und die Aufzucht der Jungen erfolgte, mindestens so warm waren, wie die Monate April-August des heutigen nördlichen Mittelmeerraumes. Das Klima wies außerdem eine Tendenz zu Trockenheit auf und möglicherweise nisteten die fossilen Brachschwalben auf jahreszeitlich trockenfallenden, teilweise salzhaltigen Schlammflächen am Ufer des Sees.

Summary

Two new species of fossil Glareolinae (pratincoles) are described from calcareous deposits of a miocene lake in Nördlinger Ries (Southern Germany), providing the first fossil record of the subfamily in the Old World. For one of them, *Mioglareola gregaria*, a new genus is erected, the other one is assigned to the extant genus *Glareola* as *G. neogena*. This latter one is comparable in size to the smaller extant species of *Glareola*, today confined to the paleotropical faunal regions. The descriptions are based on 137 specimens of fossil bones, comprising most of the skeletal elements including the skull. 6 specimens remain problematic and are tentatively referred to as *Mioglareola* n. sp. ? and Glareolidarum gen. et sp. indet. A humerus with well developed medullary bone makes evident that *Mioglareola gregaria* has bred on the shores of the fossil lake. This fact permits detailed conclusions on the climate (especially minimum summer temperatures) and the environmental conditions during the existance of the fossil pratincoles.

Danksagung

Das wertvolle Fossilmaterial wurde mir von Prof. Dr. V. Fahlbusch und Dr. E. Heizmann zur Bearbeitung anvertraut.

Von bzw. an folgenden Institutionen stand Vergleichsmaterial in Form rezenter Vogelskelette zur Verfügung: Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin (München), Institut de Paléontologie Humaine (Paris), Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Brüssel), Museum van Natuurlijke Historie (Leiden), National Museum of Natural History (Washington), Paleontologičeskij Musei Akademii Nauk SSSR (Moskau) und Zoologisches Museum der Universität Hamburg.

Die Fotoarbeiten wurden zum allergrößten Teil im Institut für Paläontologie und Historische Geologie der Universität München durchgeführt. Seit April 1978 fördert die Deutsche Forschungsgemeinschaft die Bearbeitung der Paläornis des Ries.

Dr. H. E. Wolters (Bonn) hat das Manuskript gelesen und wertvolle Anmerkungen gemacht.

Allen sei auch an dieser Stelle noch einmal herzlich gedankt.

Literatur

Ali, S., und S. D. Ripley (1969): Handbook of the birds of India and Pakistan, Bd 3. Bombay.

Ammon, L. v. (1918): Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jungmiocäne Vogelwelt. — Abh. naturwiss. Ver. Regensburg, 12: 1-69, München.

Arakawa, H. (ed.) (1969): Climates of Northern and Eastern Asia. In: Landsberg (ed.): World Survey of Climatology, Bd. 8. Amsterdam.

Ballmann, P. (1969 a): Les oiseaux miocènes de La Grive — Saint Alban (Isère). — Géobios, 2: 157-204, T. 13-15. Lyon.

— (1969 b): Die Vögel aus der altburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern. — Zitteliana, 1: 5-60, T. 1-2.

— (1973): Fossile Vögel aus dem Neogen der Halbinsel Gargano (Italien). — Scripta Geol., 17: 1-74. Leiden.

— (1976): Fossile Vögel aus dem Neogen von Gargano (Italien), zweiter Teil. — Scripta Geol., 38: 1-59. Leiden.

Benoit, J. (1950): Organs uro-génitaux des oiseaux. In: Grassé, (ed.) Traité de Zoologie, Bd. 15: Oiseaux.

Berger, W., und F. Zabusch (1953): Die obermiozäne (sarmatische) Flora der Türkenschanze in Wien. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Abh., 98, (2): 226-276.

Bolten, R. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiozänen Kratersees im Nördlinger Ries. — Dissertation, München.

Bolten, R., H. Gall und W. Jung (1976): Die obermiozäne (sarmatische) Fossil-Lagerstätte Wemding in Nördlinger Ries (Bayern). — Geol. Bl. NO-Bayern, 26, 2: 75-94. Erlangen.

Brodkorb, P. (1967): Catalogue of fossil birds: Teil 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). — Bull. Florida State Mus., 14, 3: 99-220.

Brinkmann, R. (1977): Abriß der Geologie, Bd. 2: Historische Geologie, neubearb. v. K. Krömmelbein. Stuttgart.

Burčak-Abramovič, N. I. (1951): *Urmiornis (Urmiornis maraghanus* Mecq.) ein straußenähnlicher Vogel der Hipparionfauna Transkaukasiens und der Südukraine (in russ. Sprache). — Izv. Akad. Nauk. Asser. SSR, 6, 83-94. Baku.

Cooch, F. G. (1964): A preliminary study of the survival value of a functional salt gland in prairie Anatidae. — Auk, 81: 380-393.

Dobrovolskij, V. V. (1968): Die Geographie der Böden sowie die Grundlagen der Bodenforschung (in russ. Sprache). Moskau.

v. d. Driesch, A. (1976): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. München.

Flint, V. E., R. L. Bjome, J. V. Kostin und A. A. Kuznecov (1968): Die Vögel der Sowjetunion (in russ. Sprache). Moskau.

Fraas, O. (1870): Die Fauna von Steinheim. Mit Rücksicht auf die miocenen Säugethier- und Vogelreste des Steinheimer Beckens. Stuttgart.

Gall, H., H. Frank und M. Dreßler (1976): Das Nördlinger Ries, ein Meteoritenkrater. — Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. München.

Gall, H., W. Jung und R. Dehm (1974): Vorbericht über die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. — Geol. Bav., 72: 53-57.

Gladkov, N. A., G. P. Dement'ev, E. S. Ptušenko und A. M. Sudilovskaja (1964): Bestimmungsschlüssel der Vögel der Sowjetunion (in russ. Sprache). Jaroslavl'.

Glutz v. Blotzheim, U. K. Bauer und E. Bezzel (1977): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 7: Charadriiformes (2. Teil). Wiesbaden.

Gregor, H.-J. (1975): Die mittelmiozänen Mastixioideen-Flora aus dem Braunkohlen-Tagebau Oder II bei Wackersdorf (Oberpfalz). Dissertation, München.

Gudden, H. (1974): Die Forschungsbohrung Nördlingen 1973, Durchführung und erste Befunde. Geol. Bav., 72: 11-31.

Hofer, H. (1949): Die Gaumenlücken der Vögel. — Acta Zool., 30: 209-248. Stockholm.

Iudin, K.A. (1965): Phylogenie und Klassifikation der Charadriiformes (in russ. Sprache). Fauna d. UdSSR, Vögel Bd. 2, 1(1). Moskau, Leningrad.

Lambrecht, K. (1933): Handbuch der Palaeornithologie. Berlin.
Lowe, P. R. (1931): An anatomical review of the Waders (Telmatomorphae). Ibis: 712-771.
Lydekker, R. (1891): Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Nat. Hist.). London.
Lydolph, P. E. (1977): Climates of the Soviet Union. In: Landsberg (ed.) World Survey of Climatology Bd.7. Amsterdam.
Malbrant, R. (1936): Faune du Centre Africain Français. — Encycl. Biol. 15. Paris.
Marinelli, W. (1936): Cranium und Visceralskelett der Vögel. In: Bolk, Göppert, Kallius und Lubosch (eds.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 4. Berlin, Wien.
Mein, P. (1975): Résultats du Groupe de Travail des Vertébrés. — In: Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971-1975): 78-81, Bratislava.
Milne-Edwards, A. (1867-1871): Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. — 4 Bde. Paris.
Nathan, H. (1926): Geologische Untersuchungen im Ries. Das Gebiet des Blattes Möttingen. — N. Jb. Min. etc., Beil., Bd. B, 53: 31-97. Stuttgart.
Reuter, L. (1927): Abriß der Geologie von Bayern r.d. Rh. in sechs Abteilungen, Abt. 4. München.
Olson, S., und D. Steadman (1978): The fossil Record of the Glareolidae and Haematopodidae (Aves: Charadriiformes). - Proc. Biol. Soc. Wash. (im Druck).
Schmidt-Nielsen, K., C.B. Jörgensen und H. Osaki (1958): External salt excretion in birds. — Amer. J. Physiol., 193: 101-107.
Schwarzbach, M. (1968): Das Klima des rheinischen Tertiärs — Z. deutsch. geol. Ges., 118: 33-68.
— (1974): Das Klima der Vorzeit. — Stuttgart.
Seemann, R. (1941): Geologische und palaeofaunistische Untersuchungen am Goldberg im Ries. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Wttbg., 96, 4: 49-62. Stuttgart.
Sibley, C. G. und J. E. Ahlquist (1972): A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. — Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ. Bull., 39: 1-276, T. 2-37.
Stegmann, B. (1958): Herkunft der eurasiatischen Steppenvögel. — Bonn. Zool. Beitr., 9: 208-230.
Sterbetz, J. (1974): Die Brachschwalbe. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 462. Wittenberg.
Storzer, D., und W. Genter (1970): Spaltspuren-Alter von Riesgläsern, Moldaviten und Bentoniten. — Jber. Obrrh. Geol. Ver., N.F., 52: 97-111. Stuttgart.
Stresemann, E. (1927-1934): Aves. In: Kükenthal & Krummbach (Hrsgbr.): Handbuch der Zoologie, Bd. 7(2). Berlin.
Taylor, T. G. (1970): How an eggshell is made. — Scientific American, 222, (3): 89-95.
Technau, G. (1936): Die Nasendrüse der Vögel. — J. Orn. 84: 511-617.
Ulbrich, E. (1934): Die Chenopodiaceae. In: Engler & Prantl (Hrsgbr.): Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 16 c. — Leipzig.
Vaurie, C. (1965): Birds of the Palearctic Fauna. Bd. 2: Non-Passeriformes. London.
Verheyen, R. (1953): „Oiseaux"; in: Exploration du Parc National de l'Upemba; Mission G.F. de Witte, Fasc. 19. Brüssel.
Voous, K. (1962): Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung. Hamburg.
Wenz, W. (1924): Die Land- und Süßwassermollusken der Rieskalke. — Jb. Mitt. oberrh. Geol. Ver., N.F., 13: 187-189. Stuttgart.
Zaletajev, V. S. (1976): Leben in der Wüste (in russ. Sprache). — Moskau.

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter Ballmann, Am Botanischen Garten 68, D 5000 Köln 60.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
1 cm

Tafel 1

Alle Figuren ca. dreifach vergrößert

Mioglareola gregaria nov. gen. n. sp.

1—2. Oberschnabel, dorsal
3—5. Holotypus, Cranium, BSM 1970 XVIII 851
3. Rostro-ventral
4. Caudo-lateral
5. Dorsal
6. Mandibulaast dex, dorsal
7—8. Quadratum
7. Medial
8. Lateral

Glareola neogena n. sp.
9. Holotypus, Humerus dex, BSM 1970 XVIII 852, caudal

Tafel 2

Figuren 1-6, 10 ca. dreifach vergrößert

Glareola neogena n. sp.

1. Holotypus, Humerus dex, BSM 1970 XVIII 852, cranial
2. Tarsometatarsus dex, a plantar, b dorsal

Mioglareola gregaria nov. gen. n. sp.

3. Humerus dex, cranial
4. Distaler Tarsometatarsus dex, caudal
10. Mandibula, dorsal

Mioglareola n. sp. ?

5. Humerus sin, caudal

Glareolidarum gen. et sp. indet.

6. Tarsometatarsus sin, plantar

Humerus von *Mioglareola gregaria* mit Medullarknochen

7. Querschnitt des distalen Humerus, etwa zwölffach vergrößert

Stärker vergrößerte Teile des gleichen Knochens

8. Querschnitt des processus supracondylaris dorsalis
9. Ausschnitt aus Fig. 7


5 mm
1
2
a
b
3
4
5
6
7
8
9
10
0.3 mm

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 30

Autor(en)/Author(s): Ballmann Peter

Artikel/Article: Fossile Glareolidae aus dem Miozän des Nördlinger Ries (Aves: Charadriiformes) 52-101